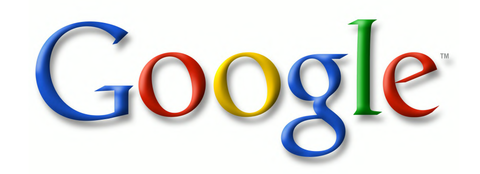
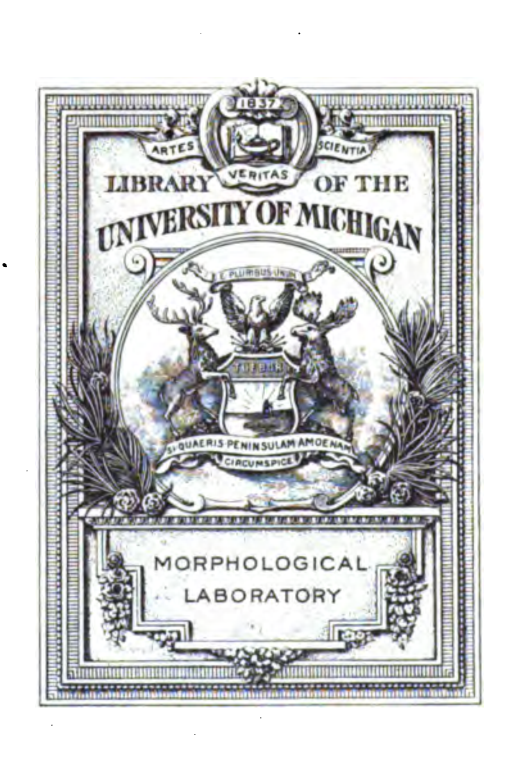





1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE
MORPHOLOGICAL
LABORATORY

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Vierundzwanzigster Band.

Neue Folge, Siebzehnter Band.

Mit 25 Tafeln und 18 Abbildungen im Texte.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1890.

Inhalt.

Gammarus pulex lebende Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen.

Von

Dr. **Otto Hamann,**
Privatdozenten der Zoologie in Göttingen.

Hierzu Taf. I.

Bei meinen seit längerer Zeit unternommenen Züchtungsversuchen von verschiedenen Echinorhynchus-Arten fand ich bei der Zergliederung eines Gammarus pulex in dessen Leibeshöhle geschwänzte Cysticerkoiden, welche sofort durch ihre eigenartige Gestalt, die an Cercarien erinnerte, in die Augen fielen.

Da nun bisher nur in wenigen Fällen solche geschwänzte Formen beschrieben worden sind und ich in der Lage bin, die Entwicklung des Scolex genau verfolgen zu können, zudem eine Bestimmung dieser Cysticerkoiden möglich war und es sich herausstellte, daß dieselben bisher noch unbekannt waren, so dürfte eine Schilderung am Platze sein.

Die Cysticerkoiden, welche ich das erste Mal im Gammarus fand, waren in der Sechszahl vorhanden und zeigten alle Entwicklungsstadien mit Ausnahme des vollständig ausgebildeten. Haken fanden sich an keinem derselben vor.

Ihre Farbe war eine weißliche; ihr Leib ist von eiförmiger Gestalt und abgeplattet. Er setzt sich in einen drehrunden Schwanz fort, wie die Figuren 4 bis 6 erkennen lassen. Ihre Beweglichkeit war eine ungemein geringe.

Diese Cysticerkoiden lagen nicht frei in der Leibeshöhle, sondern wurden von einer Hülle umgeben, welche aus deutlichen Zellen bestand. Mit dieser Hülle waren sie am Darm befestigt, und zwar anscheinend alle sechs in der Magengegend. Die Hülle ging über in die äußere Wandung des Magens, und da, wo dieser Übergang sich befand, war stets eine Zellwucherung bemerkbar, die deutlich zeigte, daß die Hülle von seiten des Gammarus gebildet war. Die Länge der Cysticerkoiden mit Schwanzanhang betrug ungefähr 1,3 mm, wovon 0,5 mm auf letzteren kommen.

Bei dem jüngsten Stadium, Fig. 4, zeigte sich der ovale Körper ausgehöhlt, während bei den übrigen ein zapfenförmiges Gebilde lag, der Kopf des späteren Bandwurmes.

Betrachten wir auf Längsschnitten den Blasenkörper des jüngsten Stadiums näher, so sehen wir, daß er sackförmig eingestülpt ist (Fig. 7). Dabei liegt die eingestülpte Wandung der äußeren Blasenwand eng an. Die feine Cuticula, welche das Cysticerkoid überzieht, ist auch als innere Auskleidung der eingestülpten Wandung zu erkennen. In der Tiefe des Sackes auf seinem Boden zeigt sich eine grubenförmige Einsenkung. Hier bilden die Zellen ein Polster.

Die äußere 0,05 mm dicke Wandung des ovalen Körperabschnittes setzt sich in den Schwanzanhang direkt fort und besitzt den gleichen Bau, während der eingestülpte Teil der Wandung abweichend gebaut erscheint. Fig. 7 zeigt einen medianen Längsschnitt durch das jüngste Stadium. In der äußeren Wandung lagern Zellkerne und Zellen von unregelmäßiger Gestalt in einer feinkörnigen Grundsubstanz. Einzelne Zellen lassen sich als Spindelzellen, andere als sternförmige bezeichnen. Dazwischen liegen solche ohne jeden Ausläufer. In der inneren Wandung haben sich die Zellen weiter differenziert, indem sie eine zur freien Oberfläche senkrechte Lagerung angenommen haben. Man erkennt sehr kleine, spindlige, eng nebeneinandergedrängt stehende Zellen. In der Tiefe jedoch macht sich eine Faserung bemerkbar. Hier liegen die Zellen ebenfalls so dicht nebeneinander, daß man über ihre Gestalt nichts weiter aussagen kann.

In der Tiefe der eingestülpten Wandung zeigt sich die schon erwähnte grubenförmige Einsenkung. Das Polster wird von epithelartig angeordneten Zellen zusammengesetzt.

Bei der Weiterentwicklung legen sich nun die Saugnäpfe nicht im Umkreis dieses Polsters an, ebensowenig als wie ein Rostellum mit dem Hakenkranz sich jetzt bildet, wie dies ja bei anderen

Tänien stattfindet, sondern es stülpt sich das Polster in den Innenraum des Cysticerkoiden vor, um nun als zapfenförmiges Gebilde zu erscheinen, wie es Fig 5 und 6 zeigen. An diesem Zapfen spielen sich die weiteren Veränderungen ab, an ihm bilden sich die Saugnäpfe und der Hakenkranz.

Fig. 8 giebt uns einen Längsschnitt durch ein Stadium, welches dem in Fig. 6 abgebildeten sehr nahe steht. Der Zapfen ist solid, und treten an ihm im Umkreis des vorderen Endes, welches zum späteren Rostellum wird, vier Zellengruppen hervor, welche durch gleiche Zwischenräume voneinander getrennt stehen. Zwei davon sind in unserer Fig. 8 zu sehen. Kleine, dicht gedrängt stehende, runde Zellen lassen sich erkennen. Aus diesen Zellen geht die Muskulatur, welche die Saugnäpfe bildet, hervor. Mit Ausnahme einer Anzahl spindliger Zellen, die im Zentrum des Zapfens quer angeordnet lagern und vielleicht bei der Bildung des Gehirns mit beteiligt sind, lassen sich besonders differenzierte Zellen nicht unterscheiden.

Kalkkörper haben sich bis jetzt noch nicht gebildet. Sie treten erst mit der Hakenbildung auf.

Bei der weiteren Entwicklung nimmt der Embryo an Größe, wenn auch nur mäßig, zu, und der Schwanzanhang verändert seine Lage. Während er bisher frei lag, krümmt er sich jetzt und umhüllt später das Cysticerkoid in der Weise, wie es die Fig. 1 zeigt. Damit ist die Ähnlichkeit zwischen dieser von mir aufgefundenen Form und der von Stein[1]) beschriebenen Larve der Taenia murina eine vollständige, da auch bei letzterer Larve der Schwanzanhang in diesem Stadium die gleiche Lage hat[2]). Außer den soeben beschriebenen Stadien glückte es mir endlich nach langem Suchen, in einem Gammarus das letzte Entwicklungsstadium zu finden, welches ermöglicht, das Cysticerkoid durch die Form seiner Haken als der Taenia sinuosa Zed. zugehörig zu bestimmen.

Von einer Unmasse von Gammarus, welche ich aus dem Rauschenwasser bei Göttingen am 12. April vormittags auf einer Exkursion sammelte, fand ich etwa im fünzigsten Exemplar sechzehn Cysticerkoiden von der in Fig. 1 abgebildeten Form. Herr Dr. von Linstow, welcher während des Fundes eine Anzahl derselben erhielt, bestimmte dieselben sofort nach den Haken unter

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4. 1853.

2) Vergl. auch die Abbildungen bei Leuckart, Die Parasiten des Menschen. Fig. 180 a und b. Bd. 1. 1879.

Hilfe von KRABBE's Vogeltänienwerk[1]) als zu Taenia sinuosa gehörig.

Taenia sinuosa ZED. lebt außer in der zahmen und wilden Ente (KRABBE) in: Anser cinereus, Anas acuta, Anas boschas ferus, Fuligula cristata, brasiliensis[2]).

Als Zwischenwirt für die bisher noch unbekannte Finne hat also Gammarus pulex DE GEER zu gelten. Daß für unseren Fall die Enten den Bandwurm durch diesen Krebs allein beziehen, ist leicht festzustellen. Am Rauschenwasser liegen eine Reihe von Mühlen, in welchen sämtlich Enten gehalten werden, die am und im Bache ihr Leben verbringen und sich von Gammarus nebenher ernähren.

Der Bau des ausgebildeten Cysticerkoids.

Die Gestalt dieser ausgebildeten Cysticerkoiden ist eine eiförmige bis kuglige. Eine Hülle umgiebt die einzelnen Individuen, welche, zentral gelagert, von einer gelblichen Gewebsmasse umhüllt werden, wie Figur 1 zeigt. Diese letztere ist aber nichts anderes als der früher freie Schwanzanhang. Zerreißt man nämlich die Hülle, so wird diese Gewebsmasse frei, und es zeigt sich, daß der an Größe zugenommene Schwanzanhang rings um das eigentliche Cysticerkoid geschlungen war. Fig. 3 zeigt ein solches von seiner Hülle befreit. Der Schwanzanhang hat den Zusammenhang mit diesem nicht aufgegeben, sondern steht durch eine dünne Gewebsmasse mit ihm noch immer in Verbindung. Die Embryonalhäkchen sind noch erhalten, zwei liegen an der Ursprungsstelle des Schwanzes, zwei in seiner Mitte und zwei am Ende. Ein solches Häkchen habe ich in seiner eigenartigen Gestalt in Figur 12 abgebildet. Es besitzt eine Länge von 0,013 mm. Bereits am lebenden Cysticerkoid kann man die Haken sowie die großen Saugnäpfe durch die Wandung hindurch in den Umrissen erkennen. Als stark lichtbrechende Gebilde treten die Kalkkörper hervor. Von größter Wichtigkeit sind die Haken, da wir nach ihrer Gestalt, ihrer Lage und Anzahl bestimmen können, zu welcher Tänie das Cysticerkoid gehört.

Die Haken sind genau 0,05 mm lang, wie dies auch KRABBE

1) KRABBE, Bidrag til kundskab om Fuglenes Baendelorme. pag. 298—299. tab. 7. fig. 151—153, in: Vidensk. Selsk. Skr. 5. Raekke, naturvidenskabelig og mathematisk Afd., 8. Bd. VI. 1869.

2) Vergl. v. LINSTOW, Compendium der Helminthologie. Hannover 1878.

für Taenia sinuosa ZED. angiebt. Sie stimmen weiter in der Anzahl — zehn — überein mit denen der genannten Art und sind im Bau vollständig gleich gebaut. Fig. 10 zeigt die zehn Haken in ihrer gegenseitigen Lagerung, während Fig. 9 einen Haken stark vergrößert wiedergiebt.

Die Lage des Scolex läßt sich am besten aus Figur 2 erkennen. Derselbe füllt fast den ganzen Hohlraum aus. Am lebenden Cysticerkoid tritt nur der Hakenkranz deutlich hervor und die Gestalt des Scolex kaum im Umriß, wie die Fig. 1 und 3 zeigen. Der ganze Leib des Scolex ist mit Kalkkörpern versehen. Diese stark lichtbrechenden Gebilde sind etwa durchschnittlich 0,006 mm groß und unregelmäßig oval gestaltet (vergl. Fig. 11). Betrachten wir jetzt die Blase, in welcher der Scolex liegt, so sind mit seiner äußeren Wandung Veränderungen hervorgegangen, wenn wir das in Fig. 7 und 8 abgebildete Stadium berücksichtigen. Zunächst tritt eine 0,006 mm breite, glasig-helle Schicht auf, welche rings das Cysticerkoid — mit Ausnahme des Schwanzanhanges — umhüllt. Nach innen von dieser Schicht, die wir wohl als die äußerste Lage der Cuticula anzusehen haben, tritt eine Schicht auf, welche in ihrer peripheren Lage durch senkrechte Porenkanälchen durchsetzt ist. Diese Streifung, in Fig. 2 mit *b* bezeichnet, tritt also nur peripher auf; unterhalb derselben ist die Schicht hell und zeigt keine besonderen Veränderungen (das gilt von den mit Glycerin behandelten Cysticerkoiden). Weiter, in der Figur mit *d* bezeichnet, liegt eine fasrige Schicht, die wohl als subcuticulare Muskelschicht gedeutet werden muß, wenn die Annahme richtig ist, daß die innere Wandung der Blase (*e*) den Hals des Scolex bei der Ausstülpung liefert. Weitere histologische Details kann ich nicht geben, da durch einen Zufall die Schnittpräparate nicht glücklich ausfielen.

Fragen wir zum Schluß, auf welche Weise das jüngste von mir geschilderte Stadium aus der Oncosphaera, um den äußerst passenden Ausdruck BRAUN's [1]) anzuwenden, entstanden ist, so dürfte diese Entwickelung eine ähnliche oder gleiche sein, wie sie beispielsweise beim Archigetes Sieboldi LEUCK. [2]) bekannt ist. Es würde demnach die mit sechs Haken versehene Oncosphaera nach

1) BRAUN, Die tierischen Parasiten des Menschen. pag. 94. Würzburg 1883.

2) Vergl. LEUCKART, Archigetes Sieboldi, eine geschlechtsreife Cestodenamme, in: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 30. Suppl. 1878.

der Einwanderung durch Teilung in den ovalen Abschnitt und den Schwanzanhang zerfallen, wobei der letztere die sechs Haken trägt. Während aber nun beim Archigetes im Körperparenchym die Geschlechtsorgane entstehen und eine Einstülpung, welche zur Bildung des Kopfes führt, nicht eintritt, so bildet sich bei unserer Oncosphaera am ovalen Abschnitt eine Einstülpung und Hand in Hand mit dieser eine Aushöhlung des anfangs soliden Körperparenchyms. Wie dann nach der vollendeten Einstülpung die Bildung des Kopfzapfens vor sich geht, habe ich oben geschildert.

Geschichtliches.

Nachdem ich so ausführlich dieses im Gammarus von mir entdeckte, bisher unbekannte geschwänzte Cysticerkoid der Taenia sinuosa geschildert habe, dürfte es von Interesse sein, alle bisher bekannten Fälle zusammenzustellen, welche solche schildern. Zum ersten Male ist es STEIN [1]) gewesen, welcher am Magen der Mehlwürmer (Larven von Tenebrio molitor) geschwänzte Cysticerkoiden entdeckte. Die Gestalt dieser Form ist der unsrigen sehr ähnlich. Auf dem Schwanzanhang fanden sich ebenfalls die sechs Embryonalhäkchen. Der Scolex besaß vier Säugnäpfe und einen Hakenkranz.

Weiter erwähnt D'UDEKEM [2]) einen Cysticercus, welcher einen Schwanzanhang besitzt. Diese von ihm auch abgebildete Art ist viel weiter entwickelt, indem bereits Gefäße im vorderen ovalen Körperabschnitt zu sehen sind (vergl. seine Tafel Fig. 4—6). Seine Länge betrug etwa 3 mm. Der Fundort war die Leibeshöhle von Nais proboscidea.

In der Leibeshöhle von Silpha laevigata fand v. LINSTOW [3]) einen Cysticercus mit Anhang vor, welcher zur Taenia uncinata gehörte. Auch bei ihm waren die Embryonalhäkchen noch vorhanden.

---

1) STEIN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer, in: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 4. 1853; eine Abbildung dieser Larve findet sich auch in: SIEBOLD, Über die Band- und Blasenwürmer. Leipzig 1854. pag. 67 u. 49, und LEUCKART, Parasiten des Menschen. Bd. 1. pag. 419. Leipzig 1879.

2) D'UDEKEM, Notice sur deux nouvelles espèces de Scolex, in: Bulletins de l'académie royale des sciences de Belgique. T. 22. 2. Part. 1855. pag. 528—533.

3) v. LINSTOW, Helminthologische Beobachtungen, in: Archiv f. Naturgeschichte. 52. Jahrg. 1. Bd. 1886. Taf. 9. Fig. 30.

Nachdem ich[1]) meine kurze Mitteilung über diese Cysticerkoiden bekannt gegeben habe, erschien eine wertvolle vorläufige Angabe der bei einer Anzahl von Cestoden gewonnenen Resultate von GRASSI und ROVELLI[2]). Diese Forscher stellten unter anderem fest, daß das Cysticerkoid von Taenia elliptica einen Schwanzanhang trägt, auf welchem die sechs Haken deutlich erkennbar waren. Der Schwanzanhang löst sich ab, sobald die Einwanderung in den definitiven Wirt erfolgt ist.

Das sind die mir bekannten einzigen Beispiele aus der Litteratur. Sie dürften aber wohl genügen, um erkennen zu lassen, daß den Cysticerkoiden öfter, als man bisher annahm, ein Schwanzanhang zukommt, da aber, wo er fehlt, dies der sekundäre Zustand ist. Daß den Tieren der Schwanz früher zur Bewegung gedient hat, jetzt aber lediglich ein rudimentäres Organ darstellt, ist wohl mit größter Sicherheit zu behaupten.

Göttingen, am 16. April 1889.

Nachtrag.

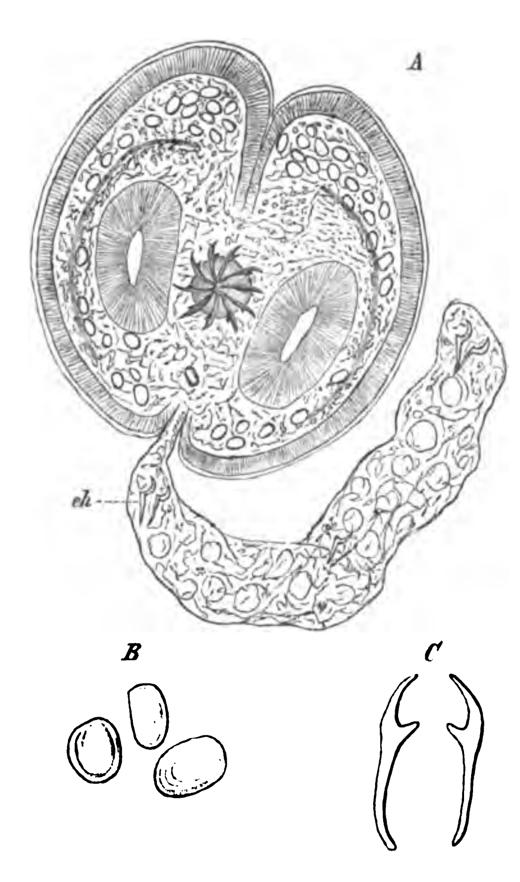
Da ich fortgesetzt neben meinen Echinorhynchen-Untersuchungen das Augenmerk auf die in Gammarus pulex lebenden Parasiten richtete, gelang es mir, in der Leibeshöhle dieses Krebses neben dem soeben beschriebenen Cysticerkoid ein zweites bisher unbekanntes aufzufinden, welches ebenfalls mit einem Schwanzanhang versehen ist.

Der beifolgende Holzschnitt zeigt uns diese Form, welche in der Größe weit hinter den zu Taenia sinuosa gehörigen zurücksteht, mit dem Schwanz, der aus dem kugligen Abschnitt hervorragt und frei liegt. Auf demselben sind die sechs Embryonalhäkchen — jedes ungefähr 0,009 mm lang — erhalten geblieben. Gewöhnlich liegt der Schwanzanhang jedoch dem kugligen Abschnitt eng an, und eine Hülle, aus Zellen und Fasern bestehend, umgiebt

1) HAMANN, Nachrichten v. d. Königl. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen 1889. No. 6. Sitzung 2. Februar.

2) GRASSI und ROVELLI, Embryologische Forschungen an Cestoden, in: Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. 5. Bd. No. 11. 1889.

den kugligen Teil wie den Schwanzanhang. Die Hülle ist mit der Darmwandung des Gammarus in Verbindung und von letzterer aus gebildet worden. Das Parenchym des Schwanzes ist großblasig und gelblich gefärbt, während der vordere kuglige Abschnitt des Cysticerkoids grauweiß durchscheinend ist. Der Durchmesser des kugligen Teiles beträgt nur 0,2 mm. Vier große Saugnäpfe treten im Umkreis des Rostellums auf, welches eine Bewaffnung von 10 Haken trägt. Diese Haken sind 0,023 mm lang und machen eine Bestimmung dieser Finne möglich. In Übereinstimmung mit Herrn Dr. von Linstow gehört diese Form zu Taenia tenuirostris Rud. Vergleicht man die Beschreibung nebst den Abbildungen, welche Krabbe[1]) in seinem Musterwerke über die Vogeltänien giebt, so ergiebt sich die vollste Übereinstimmung in Zahl, Gestalt, Länge und Lage der Haken.



A Das geschwänzte Cysticerkoid von Taenia tenuirostris Rud., lebend aus der Leibeshöhle Gammari pulicis. Vergr.: 325.
B Kalkkörper desselben. Vergr.: 800.
C Haken aus dem Rostellum. Vergr.: 800.
eh Embryonalhaken.

Was die Kalkkörper anbelangt, so sind diese verhältnismäßig

1) Krabbe, Bidrag til kundskab om Fuglenes Baendelorme. Kjöbenhavn 1869. In: Vidensk. Selsk. Skr. 5. Raekke, naturvidenskabelig og mathematisk Afd. 8. Bd. VI.

von ziemlicher Größe; die ovalen Gebilde messen 0,006 mm und treten sehr deutlich in dem kugligen Abschnitt hervor.

Somit wäre auch für diese Taenia tenuirostris der Zwischenwirt in Gammarus pulex zu sehen. Als Wirte für diese Form gelten bisher Mergus merganser und Anser marila. Beide Arten können hier nicht in Betracht kommen, da an dem Fundort — das Rauschenwasser bei Bovenden — nur Anas boschas dom. in ziemlicher Anzahl gehalten wird. Wir haben also auch die letztere als Wirt für T. tenuirostris anzusehen.

Nachdem ich so für zwei Vogeltänien die bisher unbekannten Finnenzustände als geschwänzte Cysticerkoiden aufgefunden habe, glaube ich zu der Annahme ein Recht zu haben, daß bei den meisten Tänien solche Entwicklungszustände sich finden werden, und daß dieses Cysticerkoid-Finnenstadium als das bei weitem gewöhnliche sich herausstellen wird, je mehr sich unsere Kenntnis über die Entwicklung der Tänien erweitern und vervollständigen wird.

Göttingen, am 14. Mai 1889.

Erklärung der Tafel I.

Die großen Buchstaben beziehen sich auf die Objektive von Zeiß; sämtliche Figuren sind mit der Camera bei eingeschobenem Tubus gezeichnet.

Fig. 1. Ausgebildetes Cysticerkoid von Taenia sinuosa Zed. aus Gammarus pulex. Es ist rings umgeben von dem Schwanzanhang *S* und einer Hülle *H*. Zwei Embryonalhäkchen der Oncosphaera sind erhalten. A, Oc. 3, frisches Präparat.

Fig. 2. Ein solches ohne Hülle. Der Schwanzanhang ist nur zum Teil dargestellt. Mit *a*, *b*, *c*, *d* sind einzelne Schichten der Cuticula bezeichnet. Der Scolex mit zwei Saugnäpfen und dem Hakenkranz im Innern der Blase. Glycerin. D, Oc. 1.

Fig. 3. Ein solches frisch, ohne Hülle, mit dem Schwanzanhang. A, Oc. 3.

Fig. 4, 5, 6. Jüngere Entwicklungsstadien. A, Oc. 1, frisch.

Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch das Stadium Fig. 4. A, Oc. 4. Gesättigte Sublimatlösung, Boraxk.

Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch ein Fig. 6 nahekommendes Stadium. Die Anlage der Saugnäpfe ist an dem sich bildenden Kopfe erkennbar. A, Oc. 4. Sublimat, Boraxk.

Fig. 9. Zwei Haken vom Hakenkranz des reifen Scolex. F, Oc. 3.

Fig. 10. Der aus zehn Haken bestehende Hakenkranz. F, Oc. 3.

Fig. 11. Kalkkörper aus dem Parenchym des Scolex. F, Oc. 3.

Fig. 12. Ein Embryonalhaken aus dem Schwanzanhang eines Cysticerkoiden.

Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in den Pflanzen.

Von

Dr. M. Büsgen,
Privatdozent der Botanik an der Universität Jena.

Es giebt kaum Pflanzenstoffe, über deren Funktion im Organismus die Meinungen der Botaniker trotz eifrigsten Studiums derselben so auseinander gehen, wie über die Gerbstoffe und die Rolle, welche sie im Leben der Pflanze zu spielen haben. Die reiche Litteratur des Gegenstandes ist in verschiedenen, in den letzten Jahren erschienenen Dissertationen zusammengestellt (z. B. E. Wagner, Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. Inaug.-Diss. Göttingen 1887), und hat erst kürzlich von G. Kraus (Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. Leipzig 1889) eine zusammenfassende Besprechung gefunden, so daß hier näher auf sie nicht eingegangen zu werden braucht. Die 1862 in der botanischen Zeitung veröffentlichten Arbeiten von Wiegand (Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffs und der Pflanzenfarbe) und Sachs (Keimungsgeschichte der Dattel) bezeichnen bereits die Gegensätze, zwischen welchen sich bis auf den heutigen Tag die Ansichten über die oben berührte Frage bewegen. Nach Wiegand (l. c. p. 122) ist der Gerbstoff ein „wesentlicher Faktor im chemischen Prozesse des Pflanzenlebens" als Glied in der Reihe der Kohlehydrate, auf deren Bildung und Umbildung vorzugsweise der Lebensprozeß der Pflanze beruht.

Sachs (l. c. p. 246 und 251) findet in ihm, wenigstens da, wo er bei dem Keimungsprozeß auftritt, eine Substanz, welche, einmal ausgeschieden, keine weitere Rolle im Stoffwechsel der Pflanze zu spielen hat, ohne indes über seine etwaigen Leistungen bei anderen Gelegenheiten etwas präjudizieren zu wollen.

Das Bestreben der späteren Gerbstoffforscher geht, soweit sie sich WIEGAND anschließen, dahin, die Art der Beteiligung des Gerbstoffs am Stoffwechsel festzustellen; bald soll er Respirationsmaterial sein (OSER, Sitzungsber. der Wiener Akad. math. naturw. Klasse. Bd. 72. II. 1875. p. 171), bald Baustoff, ähnlich der Stärke, bald endlich in enger Beziehung zur Eiweißbildung stehen (WESTERMAIER, Sitzber. der Kgl. preuß. Akad. T. XLIX. 1885. p. 1124).

Andererseits erkannte WARMING (Bot. Centralbl. 1883. Bd. XVI. p. 350), indem er dem Gerbstoff eine Bedeutung für die Verhinderung oder Verzögerung des Austrocknens von Pflanzenteilen zusprach, ihm eine Funktion zu, die sich mit seiner Exkretnatur vereinigen ließ. Häufig wurden auch die in ihrem Auftreten oder chemisch verschiedenen Gerbstoffe für verschiedene Leistungen in Anspruch genommen. So besonders nachdrücklich von KUTSCHER (Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanze. Flora 66. Jahrg. 1883. p. 33). Er betrachtet die in bestimmten Absonderungszellen gebildete, meist eisenbläuende Gerbsäure als Exkret, welches höchstens bei der Bildung von Farbstoffen sich beteiligt und sonst mit seinen Behältern unverbraucht zu Grunde geht, während er die in den Zellen eines Meristems mehr gleichmäßig auftretenden Gerbstoffe als Glieder des Stoffwechsels, vielleicht Respirationsmaterial, ansieht.

Eine in eigentümlicher Weise vermittelnde Hypothese vertritt MÖLLER (Mitt. des naturw. Vereins für Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald. 1887), bis jetzt freilich ohne ausreichende Begründung, indem er wohl an den von PFEFFER (Über Aufnahme der Anilinfarben in lebende Zellen. p. 311 und 312, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen. Bd. II. 2. 1886) geäußerten Gedanken anknüpft, daß die Gerbstoffe zum Teil in ihrer Eigenschaft als leicht zersetzbare Glykoside Speicherungsmittel für Zucker in den assimilierenden Geweben und den Wanderungsbahnen der assimilierten Stoffe darstellen möchten. Nach ihm sollen die Kohlehydrate als Gerbstoffglykoside wandern, in welchen sich auf ihrer ganzen Bahn der Gerbstoff durch Reagentien nachweisen läßt. Die Hauptstütze für diese Annahme ist vorläufig die auch noch näher zu beweisende Angabe, daß der Gerbstoff nur dann und in den Zellkomplexen nachzuweisen sei, in welchen zur Zeit Kohlehydrate wandern.

Zum ersten Male tritt der Frage nach der Funktion des Gerbstoffs mit einem großen, durch makrochemische Analyse gewonnenen Thatsachenmaterial KRAUS (l. c.) gegenüber. Er kommt zu dem

Resultat, daß der Gerbstoff nach seiner Entstehung zwar wandern könne, aber nicht wieder aktiv am Stoffwechsel sich beteilige, sondern, von eventuellen Spaltungen, die er in Rinde und Holz z. B. bei der Bildung der Phlobaphene erleidet, abgesehen, als ein Endprodukt derselben liegen bleibe. Dieses Ergebnis gewinnt an Bedeutung durch die biologischen Experimente, welche STAHL vor dem Erscheinen des KRAUS'schen Werkes veröffentlichte. In seinem Buche über Pflanzen und Schnecken (Jena 1888) thut er durch Fütterungsversuche dar, daß der Gerbstoff eine ganz hervorragende Bedeutung als geradezu unentbehrliches Schutzmittel der Pflanzen gegen Thierfraß besitze und somit auch eine selbst massenhafte Produktion desselben als Exkret vollkommen verständlich sei.

Bezüglich der Entstehung unterscheidet KRAUS den nur am Lichte gebildeten, wanderungsfähigen Gerbstoff als primären von dem secundären oder autochthonen, ruhenden Gerbstoff, dessen Bildung vom Lichte unabhängig geschieht.

Die Entstehungsbedingungen des ersteren koincidieren mit denen der Kohlensäureassimilation, d. h. sein Auftreten ist an die Gegenwart von Chlorophyll und Kohlensäure geknüpft; doch kann die Kohlensäureassimilation unabhängig von der Gerbstoffproduktion stattfinden. Den autochthonen Gerbstoff konstatiert KRAUS in Vegetationspunkten und jungen Blattanlagen, in den Gerbstoffschläuchen und, vermutungsweise, den pathologischen Produkten des Pflanzenkörpers, wie den Galläpfeln.

Die hier mitzuteilenden Untersuchungen sind meist im Sommer 1888 ausgeführt worden. Sie beschäftigen sich in der Hauptsache mit denselben Fragen, wie das KRAUS'sche Buch und hatten in manchen Punkten schon zu denselben Resultaten geführt. Trotzdem halte ich auch nach dem Erscheinen desselben ihre Veröffentlichung nicht für ganz überflüssig und zwar gerade, weil ich mich der von KRAUS in den Grundlinien so sehr verurteilten anatomischen Methode bedient habe. Außerdem sind neuerdings von REINITZER (Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889. Bd. VII. p. 187) gegen das Verfahren von KRAUS chemische Bedenken geltend gemacht worden. Gewöhnlich injizierte ich meine Objekte unter der Luftpumpe mit Kaliumbichromat, ließ sie darin absterben und untersuchte sie dann nach sorgfältigem Auswaschen sofort, oder nach längerer Aufbewahrung in Alkohol mit dem Mikroskop.

Der Mängel dieses Verfahrens zur Gerbstoffbestimmung gegenüber der von KRAUS durchgehends angewandten makrochemischen

Analyse bin ich mir wohl bewußt. Es erlaubt nur allzu häufig keine zuverlässige, vergleichende quantitative Abschätzung von Gerbstoffmengen. Für die unten behandelten Fragen kommt jener Nachteil indes kaum in Betracht, da nur ganz handgreifliche Unterschiede in den Gerbstoffmengen berücksichtigt zu werden brauchten. Andererseits gestattet die anatomische Untersuchung manchen Fragen näher zu treten, deren Behandlung der makrochemischen Analyse sich entzieht.

Vielleicht ist es nicht überflüssig, hervorzuheben, daß mit dem Ausdruck Gerbstoff hier alles bezeichnet ist, was die bekannte Reaktion mit Kaliumbichromat giebt. Nicht in allen Fällen wurde Eisenchlorid zur Kontrolle angewandt. Die bei der erstgenannten Reaktion erhaltenen Farbentöne zeigen nicht nur die Unterschiede, welche augenscheinlich durch Verschiedenheiten in der Konzentration der fraglichen Gerbstofflösungen bedingt sind. Mitunter kam eine rötlich-violette oder gelbe Färbung zum Vorschein. Solche Fälle sind unten kenntlich gemacht. Sie weisen wieder auf die genügend bekannte Thatsache hin, daß das Wort Gerbstoff eine ganze Gruppe von Substanzen bezeichnet, deren scharfe Unterscheidung vorläufig kaum thunlich ist und für die hier verfolgten Zwecke auch einstweilen entbehrt werden kann. Es muß der Zukunft vorbehalten bleiben, zu entscheiden, wie weit die Unterschiede im physiologischen Verhalten der Gerbstofie durch ihre chemischen Verschiedenheiten bedingt sein mögen. Der Ausgangspunkt meiner Arbeit war die Frage, ob der Gerbstoff irgendwo in der Pflanze verschwindet. Ihre Entscheidung muß allen theoretischen Betrachtungen über die Funktion desselben vorausgehen. Daran knüpften sich Beobachtungen über die Entstehung des Gerbstoffs, sein Verhältnis zur Assimilation und seine Wanderung.

I. Der sekundäre Gerbstoff in Dunkelpflanzen und dem Lichte wenig oder nicht ausgesetzten Pflanzenteilen.

Da es bis jetzt unmöglich ist, den sekundären und primären Gerbstoff chemisch oder morphologisch zu unterscheiden, so kann nur das Studium im Finstern entwickelter Pflanzen oder Pflanzenteile Aufschluß über die Entstehungsbedingungen und das weitere Verhalten des ersteren geben. An Lichtpflanzen wird es z. B. nicht immer möglich sein, einen eventuellen Verbrauch des secundären Gerbstoffs nachzuweisen, da Hand in Hand mit einem

solchen fortwährender Ersatz durch primären Gerbstoff gehen kann.

1. Keimpflanzen. Die Untersuchung von Keimlingen ergab große Unterschiede in der Menge des sekundär sich bildenden Gerbstoffs; nur geringe Quantitäten desselben erzeugen Keimlinge von *Cucurbita pepo*, *Triticum vulgare*, *Senecio aegyptiaca* und anderen später zu erwähnenden Pflanzen, während bei der oft untersuchten *Vicia Faba* alle Teile des jungen Gewächses sich mit reichlichen Gersbtoffmengen erfüllen.

Keimlinge von *Senecio aegyptiaca* erreichten im Dunkeln eine Höhe von 1—2 cm, breiteten ihre Kotyledonen aus und stellten dann ihr Wachstum ein. Bei Behandlung der verschiedenen Altersstadien mit Kaliumbichromat ergab sich folgendes:

Bereits im Samen zeigen die Zellen der Epidermis der Kotyledonen schwachen Gerbstoffgehalt. Das im ersten Keimungsstadium aus der Samenschale hervortretende Stück des Keimlings färbt sich mit dem Reagenz anfangs ziemlich gleichmäßig hellbraun; sehr bald aber nimmt die Färbung an der Spitze des Würzelchens einerseits, an dem ganzen in der Bildung begriffenen hypokotylen Gliede andererseits etwas an Intensität zu, während die in Streckung begriffenen älteren Wurzelteile fast farblos werden. Das kurze, braune Keimstengelstück ist in diesem Stadium gegen die hellgelbe obere Partie der Wurzel scharf abgesetzt. Nun beginnt das erstere ebenfalls sich zu strecken und bald sind seine unteren Teile ebenso schwach gefärbt wie die Wurzelbasis. Weiterhin zeigen immer nur die Wurzelspitze und die den Kotyledonen angrenzende Stelle des Hypokotyls starke Gerbstoffreaktion.

Unter dem Mikroskop stellt sich heraus, daß diese Erscheinung daher rührt, daß die Epidermiszellen an den beiden dunkel gefärbten Stellen ziemlich dunkelbraune Gerbstoffniederschläge enthalten, während anderwärts ihr Inhalt kaum blaßgelbe Färbung erkennen läßt. Die Gerbstofflösung ist mit der Streckung der Zellen verdünnter geworden. Diese Verdünnung kann ihren Grund in einer Abnahme des absoluten Gerbstoffgehalts der einzelnen Zellen haben, sie kann aber auch dadurch herbeigeführt sein, daß bei der Volumzunahme der Zellen durch Wassereintritt der relative Gerbstoffgehalt der in ihnen vorhandenen Lösungen sinkt, ohne daß sie selbst Gerbstoff verlieren. Jene Volumzunahme, welche bekanntlich ganz besonders den Vakuolen zu gute kommt, ist in der That bedeutend genug, um auch eine sehr beträchtliche Abschwächung der Reaktion auf diese Weise erklären zu lassen. Beispielsweise zeigten junge

cylindrische Wurzelzellen der *Senecio* mit braunem Niederschlag Höhe und Querdurchmesser von 4 Skalenteilen eines Okularmikrometers, während ältere mit sehr schwacher Reaktion bei 5 Skalenteilen Durchmesser 57 Teile hoch waren, was ungefähr einem Volumverhältnisse von 1 : 22 entspricht. Einige Versuche mit gerbstoffdurchtränkten Fließpapierstreifen zeigten, daß schon viel geringere Verdünnungen bedeutende Intensitätsunterschiede der Kaliumbichromatreaktion ergeben. Die großen Färbungsdifferenzen zwischen den Wurzelspitzen und den älteren Wurzelteilen, welche sich dem bloßen Auge darbieten, können übrigens leicht zu einer Überschätzung der thatsächlich vorhandenen Unterschiede im Gerbstoffgehalt der einzelnen Zellen verleiten. Es ist indes hier wie in anderen Fällen zu beachten, daß bei makroskopisch starker Braunfärbung eines Pflanzenteils die Gerbstoffreaktion seiner einzelnen Zellen doch nur ganz schwach zu sein braucht, was namentlich bei Vegetationspunkten und den Epidermen junger Kotyledonen oft mit großer Deutlichkeit hervortritt.

Einen zwingenderen Beweis dafür, daß in den *Senecio*-Wurzeln höchstens sehr geringe Gerbstoffmengen verbraucht werden, liefert das Verhalten bei schwachem diffusen Licht gewachsener Wurzeln in einer Lösung von 2 Teilen Methylenblau in 500000 Teilen Wasser. Nach zwölfstündigem Verweilen in der Flüssigkeit in diffusem Licht waren in den dicht hinter der Wurzelspitze gelegenen oberflächlichen Meristemzellen blaue Körnchen von gerbsaurem Methylenblau aufgetreten, wie sie Klercker (Studien über die Gerbstoffvakuolen p. 50. Bihang till K. svenska Vet. Akad. Handlingar. Band 13. Afd. III.) für die von ihm untersuchten Wurzeln beschreibt. Dieselben nehmen später noch etwas zu und bilden kurz nachdem die Streckung begonnen hat, tief blaue Aggregate, welche anfangs oft um den Zellkern gehäuft sind. Da wo die Wurzelhaarbildung beginnt, sind sie besonders auffallend, in älteren Teilen erscheinen sie blasser gefärbt, aber immer noch so, daß eine bedeutende Gerbstoffabnahme nicht stattgefunden haben kann. In den Zellen der Wurzelhaube bleibt der Gerbstoff ebenfalls erhalten. Sie zeigen nach dem Abschülfern dieselbe Reaktion mit dem Methylenblau wie vorher: blaue Vakuolen nebst einigen blauen Körnchen.

Die beschriebenen Verhältnisse blieben, soweit die Kaliumbichromatreaktion erkennen ließ, dieselben auch nachdem die Keimlinge tagelang nach Sistierung ihres Wachstums im Dunkel verweilt hatten. Weder in Wurzel und Hypokotyl noch in den

Kotyledonen war eine Gerbstoffabnahme erkennbar, welche etwa durch einen Gerbstoffverbrauch hätte können herbeigeführt worden sein.

Dasselbe Verhalten gegen Kaliumbichromat wie *Senecio* zeigten Dunkelkeimlinge von *Alchemilla arvensis* SCOP., nur daß bei dieser Pflanze der Samen frei von Gerbstoff ist. Bei der Keimung tritt er bereits, wenn die Kotyledonen noch in der Samenschale stecken, in der Epidermis und Gefäßbündelscheide auf, um sich weiterhin wie bei *Senecio* zu verhalten.

Ziemlich viel Gerbstoff führen bereits im trocknen Samen *Cynoglossum officinale* L., *Asperugo procumbens* L. und *Anchusa officinalis* L. Er befindet sich hier in den Aleuronkörnern, welche sich mit Eisenchlorid blaugrün, mit Kaliumbichromat braun färben. Dieses Vorkommen kann nicht überraschen, wenn man sich daran erinnert, daß die Aleuronkörner nach den Untersuchungen von WAKKER (Bot. Zentralblatt Bd. 33. Nr. 12), und WERMINSKI (Ber. d. deutschen bot. Ges. Bd. 6. p. 199) aus den Vakuolen auskrystallisieren. Ganz naturgemäß bleibt dabei der ebenfalls in den Vakuolen vorhandene Gerbstoff mit dem Eingehen der letzteren in Verbindung mit jenen. Von den letztgenannten drei Pflanzen giebt SCHELL (Bot. Jahresbericht 1875, p. 872) an, daß ihr Gerbstoff bei der Keimung verbraucht werde; in Wirklichkeit aber verschwindet er wenigstens aus den Kotyledonen der Dunkelkeimlinge derselben ebenso wenig wie bei *Senecio* und *Alchemilla*. Lichtpflanzen verhalten sich, wie ich später zeigen werde, etwas anders. Nachdem beim Wachstum des Dunkelkeimlings Öl und Aleuron verschwunden sind, fällt Kaliumbichromat in den Zellen der Kotyledonen eine homogene, nur von einigen Vakuolen durchsetzte Masse (KLERCKER's Gerbstoffblasen) neben welcher ein grobkörniger, brauner Niederschlag auftreten kann. Auch Hypokotyl und Wurzel zeigen ähnliche Erscheinungen, wie die früher beschriebenen Pflanzen. Die Wurzelspitzen färben sich mit dem Salz tief braun, während die älteren Teile nur sehr schwach oder gar nicht reagieren. Starke Reaktion besitzen die Anlagen der Nebenwurzeln. Schon ihre ersten Anfänge werden durch Kaliumbichromat in dem sonst fast farblosen Hypokotyl als braune Punkte sichtbar gemacht. In späteren Stadien verhalten sie sich wie die Hauptwurzeln. Ob im Hypokotyl und den Wurzeln Gerbstoff verschwindet war durch die genannte Reaktion nicht sicher zu entscheiden. Ich ließ daher in Erde gewachsene junge Pflanzen von *Cynoglossum officinale* in Methylenblaulösung neue Wurzeln bilden.

Die Zellen der Wurzelhaube und der äußeren Schichten des Wurzelgewebes am Vegetationspunkt speicherten den Farbstoff; ebenso die oberflächlichen Zellen der älteren Wurzelpartieen, während eine zwischenliegende Zone sich gerbstofffrei zeigte. Sie reichte von eben in die Streckung eingetretenen Zellen bis zu denen, welche die Wurzelhaarbildung begonnen hatten. Hier macht sich also ein Unterschied gegenüber den Verhältnissen in den *Senecio*-keimlingen geltend. Ähnliches findet nach einer kurzen Angabe von PFEFFER (l. c. p. 193) bei den Wurzeln von *Cucurbita pepo* L., *Triticum vulgare* VILL. und *Zea mays* L. statt. Ich habe Keimlingswurzeln von *Triticum vulgare* untersucht und kann für diese PFEFFER's Mitteilung bestätigen. Die Zellen der Wurzelspitzen der genannten Pflanze nehmen mit citronsaurem Eisenoxydammoniak eine schwärzlich-grüne, mit Kaliumbichromat eine bräunliche Färbung an und scheiden in sehr verdünnter Methylenblaulösung in ihren Vakuolen einen körnigen blauen Niederschlag aus, welcher nach dem vorhergehenden als Gerbstoffverbindung angesprochen werden muß. Dieser Niederschlag verschwindet sehr bald hinter dem Vegetationspunkt und noch ehe die Zellen eine bedeutendere Streckung erfahren haben. Es findet demnach hier jedenfalls eine Veränderung des Gerbstoffs statt, die seine Verbindung mit dem Methylenblau aufhebt. Ungewiß bleibt nur, ob diese Veränderung darauf hinausläuft, daß der Gerbstoff an Ort und Stelle irgendwie im Stoffwechsel verwandt wird oder nur die Vorbedingung zu einem Transport desselben in eine jüngere Zelle bildet.

In der Wurzel von *Cucurbita pepo* tritt die Verbindung von Methylenblau mit Gerbstoff nach PFEFFER im Urmeristem und dann, durch eine farblose Zone von diesem getrennt, in bestimmten Zellen der noch wachsenden und ausgewachsenen Regionen auf, ein Verhalten, welches sich dem für *Cynoglossum* oben angegebenen anschließt. Hier würde der eventuelle Gerbstoffkonsum also in jener Intermediärzone stattfinden.

Das Wachstum der Wurzeln erfährt durch die Bindung des Gerbstoffs ihrer Spitze an das Methylenblau keine Störung. Bei allen untersuchten Pflanzen, *Senecio aegyptiaca, Cynoglossum officinale, Triticum vulgare* und *Vicia Faba* entwickelten sie sich in Farbstofflösung tagelang normal weiter, bis der Versuch abgebrochen wurde. Bei *Vicia Faba* speziell ward beobachtet, daß Bakterien sich massenhaft um die abgestossenen Wurzelhaubenzellen ansiedelten, ohne der Wurzel selbst einen erkennbaren Schaden zuzufügen. Die Pflanze demonstrierte damit, daß sie den Gerb-

stoff nicht als antiseptischen Schutz ihrer Oberflächenzellen nötig hat.

Vicia Faba zeichnet sich, wie schon oben bemerkt, durch eine auffallend reichliche Gerbstoffbildung bei der Keimung aus. Im Dunkeln ließen sich mehrere Dezimeter lange Pflanzen erziehen, welche sich mit Kaliumbichromat durchweg dunkelbraun färbten. Eine etwa vier Wochen alte Pflanze, welche eben am Gipfel abzusterben anfing, ergab in einer Achselknospe etwas unterhalb des Vegetationspunktes in der Epidermis und ihren Haaren, sowie im hypodermalen Parenchym lebhafte Braunfärbung, die sich zentripetal bis zum Gefäßbündelring erstreckte. Im Mark waren nur die Zellkerne gefärbt, welche, wie schon KLERCKER (l. c. p. 16) bemerkt, gerade bei dieser Pflanze besonders gerne beim Absterben Gerbstoff speichern. In einem älteren Internodium, welches eben aus der Endknospe hervorgetreten war, fanden sich die Epidermis, die subepidermale Schicht und die Parenchymzone, welche die Gefäßbündel einschließt, stark gerbstoffhaltig. Am stärksten, schwarzbraun, färbten sich mit dem Reagens die Epidermis und die vor den Gefäßbündeln gelegenen Zellgruppen, welche später zu Bastfaserbündeln werden; im Rindenparenchym sind meist nur die Zellkerne stärker gefärbt, doch hat auch der wandständige Plasmaschlauch einen gelbbraunen Farbenton angenommen, und an den Kanten des Stengels, wo besonders starke Gefäßbündel sich finden, heben sich stärker gerbstoffhaltige Zellbrücken zwischen den braunschwarzen Hartbastinitialen und der subepidermalen Schicht hervor.

Das nächst ältere Internodium war etwa doppelt so lang und etwas über dreimal so dick als das eben besprochene, wobei die Dickenzunahme hauptsächlich auf Rechnung der Rindenzellen kommt, deren Volumina sich gegen die des jüngeren Internodiums wie 12 : 1 verhalten. Dieselben zeigen die nämliche oder noch schwächere Gerbstoffreaktion wie die des vorhergehenden Stengelgliedes, was wiederum durch die Annahme einer Verdünnung der intracellulären Lösungen bei der Zellvergrößerung erklärt werden könnte, wenn nicht auch einzelne kleiner gebliebene Rindenzellen dieselbe Reaktion wie ihre Nachbarn ergäben. Indess läßt sich nicht mit Sicherheit ein Verschwinden von Gerbstoff nachweisen und wenn ein solches vorläge, bliebe immer noch der Zweifel bestehen, ob der verschwundene Gerbstoff an Ort und Stelle verbraucht worden oder, vielleicht unter temporärer Umwandlung, in die weiter wachsende Stengelspitze gewandert sei. Demselben

Zweifel unterliegt die Deutung des Verschwindens des Gerbstoffes bei der Ausbildung der Gefäße aus den diese konstituierenden Zellen. Wir kommen darauf später zurück.

Am wenigsten merklich ist die Verminderung des Gerbstoffgehaltes der einzelnen Zellen in der Epidermis und den Hartbastinitialen. In diesen Elementen, welche von Anfang an am meisten Gerbstoff führten, war auch in dem fertig gestreckten Internodium die Reaktion so stark, daß man, für die Epidermis wenigstens, annehmen muß, daß noch während des Wachstums eine Vermehrung des Gerbstoffes stattgefunden habe. Ihre Zellen waren in dem älteren Internodium doppelt so groß als in dem jüngeren und würden noch größer gewesen sein, wenn nicht Teilungen eingetreten wären; die Intensität der Kaliumbichromatreaktion aber hat nicht in demselben Verhältnis abgenommen.

Die Hauptwurzel eines Dunkelkeimlings färbte sich mit dem Reagens vollständig dunkelbraun mit Ausnahme des noch von der Wurzelhaube bedeckten Teiles ihrer Spitze. Unter dem Mikroskop zeigt sich die ganze Wurzelrinde in jungen und alten Teilen gerbstoffreich, der Zentralcylinder fast gerbstofffrei. Nur im Bast führt er wenig Gerbstoff. Ältere Wurzeln führen in der ganzen Rinde Gerbstoff, während derselbe im Phloem nur in geringer Menge in einigen Weichbastzellen erscheint.

Die Anlagen der Nebenwurzeln erschienen besonders gerbstoffreich und zwar müssen sie auch hier als Bildungsstätten des Gerbstoffes angesehen werden. Das sie umgebende Parenchym der Hauptwurzel zeigte keine Verminderung seines Gerbstoffgehaltes, welche etwa auf eine Auswanderung dieser Substanz aus seinen Zellen in die der Nebenwurzeln hinwiese. Im Gegenteil erfährt die Umgebung der Austrittsstelle der letzteren eine Anreicherung an Gerbstoff, was wohl mit dem Zuströmen von Baustoffen in diese Gegend zusammenhängt.

Eine Ergänzung des hier mitgeteilten bieten einige Analysen von Dunkelkeimlingen unserer Pflanze, welche Rulf ausgeführt hat (Über das Verhalten der Gerbsäure bei der Keimung der Pflanzen. Inaug.-Diss. Halle a. S. 1884).

Rulf bestimmte den Gerbstoff der aufeinander folgenden Internodien eines 40 cm langen, im Dunkeln erwachsenen Stengels nach der Löwenthal'schen maßanalytischen Methode vermittelst der Reduktion von Chamäleonlösung und fand dabei folgendes: (das älteste Internodium ist mit I bezeichnet):

	I.	II.	III a.	III b.	IV a.	IV b.	IV c.	V.
Länge der Internodien . .	6 cm	7 cm	7 cm	5 cm	5 cm	5 cm	3 cm	2 cm in Streckung
Frischgewicht	0.48	0.47	0.58	0.43	0.43	0.38	0.3	0.15
Reduzierte Chamäleonlösung in Kubikcentimetern . .	2.5	2.2	2	1.5	1.1	0.9	1.2	1.1
Reduzierte Chamäleonlösung auf 1 g Frischgewicht . .	5.2	4.68	3.45	3.49	2.5	2.3	4.0	7.33

Rulf schließt aus der untersten der angeführten Zahlenreihen, daß die Gerbsäure in den einzelnen Internodien mit deren Wachstum eine Verringerung erfahre; es ist aber klar, daß, wenn es sich darum handelt, festzustellen, ob Gerbstoff verschwindet, nicht die auf 1 g Frischgewicht bezogenen Chamäleonmengen berücksichtigt werden dürfen, sondern Zahlen, welche die absoluten Chamäleonquantitäten angeben. Diese zeigen im Gegenteil fast überall mehr Gerbstoff in den jedesmal älteren Internodien, ein Faktum, welches sich allerdings auf die einfachste Weise daraus erklärt, daß in den später gebildeten Stengelteilen mit der stetig geringer werdenden Zufuhr von Reservestoffen aus den Kotyledonen auch weniger Gerbstoff gebildet wird.

Eine andere Analysenreihe Rulf's ist an einer jüngeren Pflanze mit einer Stengellänge von nur 2,5 cm ausgeführt. Sie ergab für den epicotylen Teil des Stengels einen Verbrauch von 5,2 ccm Chamäleonlösung. Diese Zahl gegen die 2,5 ccm Chamäleonverbrauch des ältesten Internodiums der anderen Pflanze gehalten, würde allerdings eine starke Gerbstoffverminderung anzeigen. Sie ist indes nicht beweiskräftig, da jedenfalls die ganze sehr gerbstoffreiche Endknospe mit analysiert und über die Schwankungen des Gerbstoffgehaltes von Individuum zu Individuum nichts bekannt ist.

Das Resultat der vorliegenden Beobachtungen über die Dunkelkeimlinge von *Vicia Faba* kann nach allem dahin zusammengefaßt werden, daß außer bei der Ausbildung der Gefässbündelelemente ein Verschwinden des sekundären Gerbstoffes in Stengel und Wurzel mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden konnte. Wir werden p. 53 u. ff. sehen, dass die im Rindenparenchym und Mark wahrgenommene Abschwächung der Gerbstoffreaktion nicht nur auf Verdünnung der in den Zellen enthaltenen Lösungen durch Wassereintritt beruht. Es findet thatsächlich ein Verschwinden von Gerb-

stoff statt, welches aber zu der Verdunkelung der Pflanze in keiner Beziehung steht.

2. Etiolierte Teile älterer Pflanzen. Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in etiolierten Stengeln älterer, mehrjähriger Pflanzen ergaben bezüglich der Entstehung des Gerbstoffes dasselbe Resultat wie *Vicia Faba.* In allen untersuchten Fällen waren die Vegetationspunkte der terminalen oder Seitenknospen der Sitz der autochthonen Gerbstoffbildung. Allgemein blieben die allerjüngsten Zellschichten gerbstofffrei; im übrigen wechselte das Verhalten der Objekte, wie die folgenden Beispiele darthun. In keinem Falle war eine Bewegung oder ein Verschwinden des Gerbstoffes sicher nachweisbar.

Ein junger Sproß von *Cynanchum vincetoxicum* ward durch zwei übereinandergestülpte Blumentöpfe verdunkelt, als er eben die Erdoberfläche erreicht hatte. Er bildete in den jungen Blättern der Terminalknospe nur in den Epidermen, Pallisaden und dem der unteren Epidermis angrenzenden Lückenparenchym etwas Gerbstoff, der sich bei dem geringen stattfindenden Wachstum weder vermehrte noch verminderte. Etwas Gerbstoff führten auch einige ihrer ruhenden Achselknospen. Im Stengel färbten sich mit Kaliumbichromat die Milchröhren gelb, die Epidermis mit ihren Haaren ganz schwach hellbraun. In der Terminalknospe fanden sich Blütenanlagen, deren Blättchen eigentümlicherweise an ihren Spitzen Gerbstoffreaktion zeigten, die hier vielleicht dem Einflusse der anfänglichen Beleuchtung zuzuschreiben ist.

Es liegt umsoweniger Grund vor, anzunehmen, daß die erwähnten Gerbstoffmengen nicht an Ort und Stelle gebildet, sondern etwa aus dem Rhizom herbeigeleitet seien, als in dem Gewebe, welchem man die Funktion der Stoffleitung besonders gern zuschiebt, der „Leitscheide“, nur ganz schwache Gerbstoffspuren vorhanden sind.

Sicher nicht herbeigeleitet ist der sekundäre Gerbstoff etiolierter Sprosse von *Viola silvestris*, der in Epidermis, Rindenparenchym und Gefäßbündelscheide in vereinzelten, oft langgestreckten Zellen oder Zellgruppen auftritt, welche untereinander nicht in ununterbrochenem Zusammenhange stehen. Er erscheint bereits nahe am Vegetationspunkt und nimmt mit dem Wachstum der betreffenden Zellen zu. Die jüngsten derselben liefern mit dem Kaliumbichromat homogene, von einzelnen farblosen Vakuolen gleichsam angefressene braune Niederschläge, während in älteren wandständige braun gefärbte Schläuche erscheinen, die

oft von bräunlichen körnigen Bildungen begleitet sind, welche die ganzen Zelllumina opak erfüllen können.

Am vorjährigen Trieb unter Verdunkelung ausgetriebene Sprosse von *Lonicera tatarica* zeigten in dem eben in die Streckung eintretenden Sproßmeristem und den in der Entwickelung begriffenen Blättern geringe, mit dem Reagenz durch Gelb- bis Hellbraunfärbung nachweisbare Gerbstoffmengen. In älteren Teilen waren im Stengel schwach gerbstoffhaltig die Epidermis und die auf der Außenseite der Gefäßbündel verlaufenden langgestreckten weitlumigen Zellen. Im Gefäßbündelring selbst fand sich etwas Gerbstoff in den Initialzellen und parenchymatischen Elementen des Holzes. Der Befund läßt sich erklären durch die Annahme von geringer Gerbstoffneubildung im Urmeristem, im Cambium, den erwähnten extrafascikularen Schläuchen und vielleicht der Epidermis, während im übrigen Gewebe mit dem Wachstum der Gerbstoff sich verteilt, so daß er in den einzelnen Zellen nicht mehr sicher nachzuweisen ist, bei der Ausbildung der Gefäße mit dem Plasma ihrer Konstituenten verschwindet.

Etiolierte Sprosse von *Convolvulus arvensis* ließen annähernd dasselbe Verhalten erkennen, nur enthielten sie etwas mehr Gerbstoff in den jungen Epidermiszellen und den vorbezeichneten Teilen der Gefäßbündel.

3. Blätter von *Fragaria vesca* und *Potentilla alpina,* welche sich unter Lichtabschluß am Stocke entwickelt hatten, besaßen auffallend große Mengen sekundären Gerbstoffs.

Die Dunkelblätter der letztgenannten Pflanze hatten lange Stiele und Blättchen, welche, namentlich nach der Blattspitze zu, sehr klein geblieben waren. Alle färbten sich mit Kaliumbichromat tief braun, während der Stiel eine hellere, graubraune bis gelbliche Färbung annahm. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß die Epidermis und die darunter befindliche Zellschicht große Gerbstoffmengen enthielten. Außerdem fand er sich in Längsreihen, welche aus drei- bis viermal längeren als breiten Zellen bestehend, ohne auf dem Querschnitt regelmäßig angeordnet zu sein, die die Gefäßbündel einschließende Parenchymzone durchziehen. Ihre Glieder unterscheiden sich gestaltlich nicht von denen benachbarter gerbstofffreier Zellzüge. Weiter tritt Gerbstoff auf im Bast, den Holzzellen und endlich den Parenchymzylindern, welche innerhalb der Stärkescheiden die einzelnen Gefäßbündel umhüllen. In den Blättchen verursacht das Reagenz in beiden Epidermen und den Gefäßbündelscheiden schwarzbraune Niederschläge. Das

Mesophyll enthält bei den jüngsten, wo seine Zellen noch ganz gleichartig sind und lückenlos aneinanderschließen, keinen Gerbstoff, während ältere Blätter in zerstreuten Zellen starke, in der Pallisadenschicht geringe Reaktion zeigen.

Westermaier (Sitzber. d. Kgl. preuss. Akad. 1887. I. p. 130) fand dieselben Verhältnisse bei etiolierten Blättern von *Poterium Sanguisorba L.* und äußerte darauf hin, daß die hellere Farbe der Gerbstoffreaktion im Blattstiel daher rühre, daß während dessen Längsstreckung Gerbstoff in ihm verbraucht worden sei. Thatsächlich liegen indes für eine derartige Annahme ernstliche Gründe nicht vor. Im Parenchym eines sehr jungen, etwa 1 cm langen Blattstieles zeigen die gerbstoffführenden Zellen nach Behandlung mit Kaliumbichromat, wie die früher beschriebenen Gerbstoffzellen von *Viola silvestris*, an Stelle des Plasmaschlauches eine spröde hellbraune Masse, die wie Glas mit scharfen Zacken bricht. Ihr können innen bis zu mehr oder weniger vollständiger Erfüllung des Zelllumens bräunliche Körneraggregate aufgelagert sein, oder ersteres wird von einem sehr feinen gelben Gerinsel eingenommen. Auch Körneraggregate ohne jene spröde wandständige Masse kommen nicht selten vor, besonders in den Zellen der Gefäßbündelscheide und des Holzes.

Auf die vielfache Länge der vorigen im Dunkeln erwachsene Blattstiele besitzen im Innern ungefähr dieselbe Verteilung und relative Menge des Gerbstoffs in den einzelnen Zellen, trotz beträchtlicher Volumzunahme der letzteren. In ihnen hat also eher Gerbstoffzunahme als Abnahme stattgehabt. Nur die Epidermis erscheint heller gefärbt, als an dem jüngeren Blattstiele. Ihre Zellen haben aber auch mindestens ums Doppelte zugenommen und die in ihnen enthaltenen Niederschlagsgerinnsel sind dementsprechend weniger dicht geworden; selbst ohne das würde das Auseinanderrücken der Zellgrenzen mit den wandständigen Niederschlagsmassen die Färbung der älteren Epidermis heller erscheinen lassen als die der jüngeren. Nichts berechtigt uns somit, von einem Gerbstoffverbrauch während des Wachstums der in Rede stehenden Blattstiele zu reden.

In frühester Jugend verdunkelte Blätter von *Fragaria vesca* brachten gut entwickelte, wenn auch kleine und nicht völlig entfaltete Spreiten hervor, welche einen reichlichen Gerbstoffgehalt in beiden Epidermen, ein- bis zweischichtigen Gefäßbündelscheiden und zerstreuten Zellen des übrigen Parenchyms in der Umgebung der Gefäßbündel zeigten. Im Inneren der letzteren erwiesen sich

viele parenchymatische Elemente des Bastes und Holzes gerbstoffhaltig. Das Mesophyll führte, abgesehen von den erwähnten Scheiden, keinen deutlich nachweisbaren Gerbstoff; auch die wenig ausgezeichneten Pallisaden waren gerbstoffleer.

Hervorzuheben ist, daß in der Epidermis nicht alle Zellen Gerbstoff führten, sondern nur ein- oder mehrzählige Zellgruppen, welche oft zu längeren Zickzackreihen angeordnet waren. In den zwischen ihnen liegenden Zellen trat Gerbstoff erst unter Einwirkung des Lichtes auf.

4. Weitere Angaben über das Auftreten sekundären Gerbstoffs bei etiolierten Pflanzen machen Kutscher (Flora 1883. Nr. 3 und 4), Westermaier (Sitzber. d. Kgl. preuß. Akad. 1887. I. p. 127) und Kraus (l. c. p. 58).

Der erstgenannte konstatiert, daß bei *Ricinus sanguineus* und *Phaseolus multiflorus* in den besonderen Zellreihen, welche hier den Gerbstoff führen, derselbe im Dunkeln sich ebenso bildet wie im Licht und während des Wachstums nicht abnimmt. Zu diesen Fällen, welche sich dem oben über *Viola silvestris* und *Potentilla alpina* mitgeteilten anschließen, gehört die Beobachtung von Kraus, daß bei völlig etioliertem *Philodendron hastaefolium* in allen Schläuchen der Gefäßbündel Gerbstoff vorhanden war.

Nach demselben Forscher findet sich in völlig etiolierten Blättern von *Quercus spec.* und *Gloxinia spec.* in dem unvollkommen ausgebildeten Pallisaden- und Schwammparenchym Gerbstoff und wird am etiolierten Materiale das im Dunkel erwachsene Mark und primäre Rindenparenchym gerbstoffhaltig.

Westermaier (l. c.) fand, daß im Dunkeln ausgetriebene Knospen eines Zweiges von *Mespilus germanica* nur schwache Gerbstoffreaktion in beiden Epidermen, den Scheiden und der Umgebung der Gefäßbündel zeigten; im Pallisadengewebe teils spärliche teils gar keine. Die Nerven färbten sich mit Kaliumbichromat braun, das zwischenliegende Gewebe gelb.

5. Den bisher mitgeteilten Beobachtungen über die Bildung sekundären Gerbstoffs in den Wurzeln von Dunkelkeimlingen können andere auf Teile nicht verdunkelter Pflanzen bezügliche angeschlossen werden, bei welchen mit Sicherheit oder größter Wahrscheinlichkeit sich annehmen läßt, daß der in Frage kommende Gerbstoff autochthon sei. Das ist z. B. der Fall für Rhizom und Wurzeln von *Rumex spec.*, welche von allen Teilen der Pflanze allein beträchtliche Mengen von Gerbstoff führen, der außerdem fast nur noch in den Blüten, speziell den Antheren, vorkommt.

Der Stengel besitzt nur sehr wenig Gerbstoff in einem Ring von Zellen, der sich durch den Weichbast zieht und das interfascikulare Parenchym durchsetzt; die Blätter sind gerbstofffrei.

Ferner gehören hierher die von KRAUS (l. c.) angeführten Beispiele, nach welchen in Rhizomen beim Erwachen der Vegetation im Frühjahre der Gerbstoff zunimmt.

Sodann dürfen herangezogen werden die von HORN an einigen Compositen gemachten Beobachtungen (Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Compositen. Inaug.-Diss. Göttingen 1888), als Beispiele für das Auftreten des sekundären Gerbstoffs an Stengelvegetationspunkten. Die von mir bestätigten und erweiterten Untersuchungen sind meist an Seitenknospen ausgeführt, welche durch ihre Deckblätter und ihre eigenen Blätter vor Lichtzutritt genügend geschützt waren. Sie ergaben allgemein im Stengel ein Auftreten von Gerbstoff etwas hinter dem Vegetationspunkt in den noch nicht gestreckten und differenzierten Zellen des ganzen Querschnitts. Die Gefäßbündelinitialen durchziehen entweder von Anfang an gerbstofffrei diese Zellschicht oder ihre innerhalb der letzteren gelegene Partie bildet sich aus unter einem Verschwinden des Gerbstoffs aus vorher gerbstoffhaltigen Zellen. Den letzteren Vorgang konnte ich leicht an Blättern von *Chondrilla juncea* beobachten. Dieselben haben lanzettliche Gestalt und sind von einem starken Mittelnerv mit diesem fast parallelen schwächeren Seitennerven durchzogen. Der Querschnitt der jüngsten Blätter ist fast halbmondförmig. Erst nachdem die Ausbildung das Mittelnerves schon ziemlich weit gediehen ist, entstehen zu dessen beiden Seiten die weiteren Spreitenteile, welche auf dem Querschnitt zwischen den beiden Epidermen senkrecht zu diesen gestreckte gerbstoffreiche Zellen und die Querschnitte verschieden alter Gefäßbündel zeigen. Die Anlagen der letzteren erscheinen in den Präparaten als gefächerte Parenchymzellen. Anfangs führen alle Fächer Gerbstoff; dann verschwindet derselbe in dem Teil des jungen Bündels, welcher die Bastinitialen enthält. Später, mit der weiteren Ausbildung schwindet er auch aus den gefässbildenden Xylempartieen. Die Gerbstoffverteilung, welche sich in größerer Entfernung vom Vegetationspunkte herausbildet, wird später besprochen werden.

Bei den HORN'schen Pflanzen ist eine Zuleitung des Gerbstoffes aus älteren Pflanzenteilen nach den Vegetationspunkten immerhin nicht mit Sicherheit auszuschließen, da von diesen zu

jenen zusammenhängende gerbstoffführende Zellzüge verlaufen; wohl aber ist dies der Fall bei *Rosa* und Crassulaceen. Bei diesen Pflanzen tritt der Gerbstoff am Vegetationspunkt wie bei *Viola silvestris* (s. o.) in isolierten Zellen oder Zellgruppen auf. Dasselbe gilt nach PETZOLD (Verteilung des Gerbstoffs in den Zweigen und Blättern unserer Holzgewächse. Inaug.-Diss. Halle a. S. 1876) für *Mespilus oxyacantha* und *Cornus sanguinea*.

Auch der Gerbstoff der jugendlichen Blättchen und der von ihnen erzeugten Haare darf als primärer angesprochen werden. Namentlich die letzteren lassen oft deutlich erkennen, daß er jedenfalls nicht als solcher von außen zugeführt wird, da er nicht selten in ihren Köpfchenzellen zuerst oder ausschließlich auftritt. In den jüngsten Blättchen im Dunkeln getriebener Sprosse von *Ribes alpinum* L. erschien er in Zellen der Umgebung des späteren Mittelnerven, besonders in der Nähe des Blattgrundes. Gleichzeitig aber kam er auch an anderen Stellen der Blattfläche in untereinander isolierten Zellen und Zellgruppen zum Vorschein.

WESTERMAIER (l. c. 1887. I. p. 131) fand die jugendlichen (meristematischen) Blattanlagen von *Ribes nigrum* L. in ihren oberen Teilen frei von Gerbstoff, während in ihren basalen Partieen gerbstoffarme Zellen sich befanden, die ihrerseits schließlich in die tanninreichen Gewebe des Stammes hineinführten. Er deutet diese Erscheinung dahin, daß der Gerbstoff den jungen Blattanlagen zuströme und dort verbraucht werde. Nach dem Vorhergehenden aber ist diese Deutung gewiß die am wenigsten berechtigte, wenngleich gegenwärtig kein sicherer Beweis gegen sie erbracht werden kann.

Anhangsweise mag hier noch des pathologischen Gerbstoffs gedacht werden. Über die näheren Bedingungen seiner Entstehung liegen meines Wissens besondere Untersuchungen nicht vor. KRAUS hält ihn für sekundär.

Als allgemeinstes Resultat des Vorstehenden können folgende Sätze hingestellt werden. Die Bildung sekundären Gerbstoffs in größeren oder kleineren Quantitäten findet bei Vertretern der verschiedensten Pflanzenfamilien, bei einjährigen und mehrjährigen Gewächsen statt. Die Entstehung desselben beginnt in meristematischen Geweben (Urmeristem und Cambium) und kann entweder fortdauern bis die betreffenden Zellen ihr Wachstum einstellen (*Vicia Faba* p. 10) oder schon früher aufhören. Im letzteren

Falle tritt in den Zellen mit dem fortschreitenden Wachstum eine Verdünnung der in ihnen enthaltenen Gerbstofflösungen durch Wasseraufnahme ein: So z. B. in den Wurzeln von *Senecio aegyptiaca*. Ein Verschwinden unzweifelhaft als sekundär nachgewiesenen Gerbstoffs ist sicher beobachtet hinter den Vegetationspunkten andrer Wurzeln und in den Initialzellen von Gefäßbündeln. Andere Fälle werden später noch mitgeteilt werden. In Zellen, deren ursprünglicher Gerbstoff während des Wachstums verschwunden ist, kann neuer sekundärer Gerbstoff auftreten (*Cynoglossum*). Bewegungen des sekundären Gerbstoffs sind bisher nicht konstatiert.

II. Auftreten des primären Gerbstoffs.

Dem sekundären Gerbstoff, welcher ohne Einwirkung des Lichtes entsteht, ist von KRAUS der unter dem Einfluß des Lichtes sich bildende als primärer Gerbstoff gegenübergestellt worden [1]). Es versteht sich von selbst, daß mit dieser Unterscheidung keine chemischen Differenzen zwischen beiden Gerbstoffen behauptet werden sollen.

Das Vorkommen des primären Gerbstoffs ist von dem des sekundären insofern verschieden, als er in Zellen auftreten kann, welche keinen sekundären Gerbstoff bilden. Im übrigen schließen sich beide durchaus nicht aus. Der primäre Gerbstoff erscheint meist in Zellen, welche schon sekundären besitzen, ihren Gesamtgehalt an Gerbstoff steigernd.

1. Dies ist z. B. der Fall in den gerbstoffführenden Zellen von *Viola silvestris*. In etiolierten Sprossen geben dieselben mit Kaliumbichromat hellbraune, in Lichtsprossen tiefbraune Reaktion. In etiolierten Blättern kann ebenfalls, wie auch KRAUS (l. c. p. 58) angiebt, z. B. in den Pallisaden sekundärer Gerbstoff vorhanden sein, wo später im Lichte neuer primärer hinzugebildet wird.

Bekannt genug ist, daß der Gerbstoff vieler Epidermen sehr deutlich vom Lichte abhängt. Darauf hin weist schon die Rotfärbung vieler Äste auf der Lichtseite, welche mit stärkerem Gerb-

1) KRAUS hat die Ausdrücke sekundär und primär leider in anderem Sinne gebraucht als SCHIMPER in seiner Arbeit über das Kalkoxalat. SCHIMPER nennt bekanntlich das in den noch in der Entwickelung begriffenen Blättern unabhängig vom Licht gebildete Kalkoxalat primär, das im ausgewachsenen Blatte am Lichte entstehende sekundär. Ich folge dem Sprachgebrauche von KRAUS, um in der Terminologie des Gerbstoffs selbst wenigstens die Gleichmäßigkeit zu wahren.

stoffgehalt verknüpft ist. Ferner sind bei Keimlingen die Epidermen des hypocotylen Gliedes häufig farblos und gerbstofffrei oder gerbstoffarm, soweit sie unter der Erde im Dunkel gesteckt haben, während ihr oberirdischer, dem Lichte ausgesetzter Teil sich rötet und reichlich Gerbstoff enthält.

Aber auch der Gerbstoffgehalt tieferer Gewebschichten wird vom Lichte beeinflußt. Ein Keimling von *Galeopsis ochroleuca* führt unter normalen Verhältnissen ziemlich viel Gerbstoff in der Epidermis und Gefäßbündelscheide der oberirdischen Partie seines hypocotylen Gliedes. Einige Tage verdunkelt, während welcher Zeit sich die ersten Laubblättchen entfalteten, gab er nur in der am Lichte gewachsenen Strecke des Hypocotyls starke Gerbstoffreaktion; sowohl der untere von Erde bedeckte Teil desselben als sein während der Verdunkelung oben neu entwickeltes Stück waren sowohl in der Epidermis als der Leitscheide fast gerbstofffrei. Dieser Befund ist von weitergehender Bedeutung. Er lehrt, daß in der Gefäßbündelscheide Gerbstoff vorhanden sein kann, der sich weder nach unten noch oben verschiebt und bei Wachstum im Dunkeln nicht verbraucht wird, d. h. sich wie ein Exkret verhält. Das so verbreitete Vorkommen des Gerbstoffs in der Leitscheide war ein wesentlicher Grund dafür, ihm eine wichtige Rolle im Stoffwechsel der Pflanze zuzuschreiben, da man sich sagte, daß die wichtigste Bahn der Stoffwanderung kein passender Ort für die massenhafte Ablagerung eines Exkrets sein könne. Auf Grund der obigen Beobachtung muß indes als feststehend angenommen werden, daß jene Scheide, unbeschadet sonstiger Funktionen, eine Speicherungsstätte ruhenden Gerbstoffs sein könne. Auch die Stärke der Gefäßbündelscheiden befindet sich, häufig wenigstens, nicht auf der Wanderung, sondern ist dort als Reservestoff abgelagert, um später bei der Ausbildung des Gefäßbündels an Ort und Stelle Verwendung zu finden (vgl. Heine, Berichte d. deutschen bot. Ges. III. 1885. p. 189). Eine derartige Verwendung ist für den Gerbstoff freilich nicht erwiesen, aber er könnte z. B., wenn es erlaubt ist, eine unerwiesene Vermutung zu äußern, auch an dem in Rede stehenden Platze die Rolle eines Schutzsekretes spielen, wie der epidermale Gerbstoff. Unter dieser Voraussetzung würde die Pflanze mit einem doppelten Schutzwall umgeben sein. Nach Vernichtung des äußeren, der gerbstoffführenden Epidermis- und Rindenparenchymzellen, bliebe den Angreifern immer noch der die einzelnen Gefäßbündel umgebende, eine chemische Schutzscheide, zu nehmen, ehe der über der verletzten Stelle befindliche

Teil der betreffenden Pflanze dem Verderben anheimfiele. Bei aller sonstigen Schädigung könnte sie so wenigstens Zeit behalten, ihre Samen zu reifen.

Keimlinge, welche den erwähnten Unterschied im Gerbstoffgehalt des oberirdischen und dem des unterirdischen Teiles des hypocotylen Gliedes zeigen (*Galeopsis*, *Fumaria*), sprechen auch gegen die früher angeführte Hypothese Möller's, wonach die Gerbstoffe als Vehikel der Kohlehydrate dienen. In den Keimlingen findet sicher ein Wandern der Assimilate aus den Kotyledonen in die Wurzeln statt, wobei die gerbstoffarme Stelle des Hypocotyls passiert werden muß. Wenn aber die Kohlehydrate als Gerbstoffverbindungen wanderten, wäre nicht einzusehen, warum an den bezeichneten Stellen die auf der Wanderung begriffene Substanz plötzlich eine andere sein soll.

Den mitgeteilten Beobachtungen an Keimlingen schließen sich solche an etiolierten älteren Sprossen an.

Unter Verdunkelung am Stock bis zu ca. 1,5 dcm Länge herangewachsene Triebe von *Lonicera tatarica* L. wurden an mehreren Stellen mit ungefähr 1 cm breiten, undurchsichtigen Papierringen umwickelt, abgeschnitten und in Wassergläsern an ein sonniges Fenster gestellt. Nach einigen Tagen waren die nicht umwickelten Teile ergrünt und an der dem Fenster zugewandten Seite rot geworden. Sie enthielten in Epidermis, Rindenparenchym und Cambium Gerbstoff, der sich mit Eisenchlorid tief schwarz färbt.

In den umwickelten Teilen trat kein Gerbstoff auf.

Erwähnenswert ist, daß auch der Gerbstoffgehalt der auf dem Querschnitt besonders in die Augen fallenden weitlumigen Elemente auf der Außenseite der Gefäßbündel — es sind lange Schläuche und zu Längsreihen angeordnete kürzere Zellen — vom Lichte abhängt. Sie liefern in Lichtsprossen heller bis dunkler braun gefärbte homogene Niederschläge, in etiolierten Trieben nur sehr schwache Reaktion. In einem Falle waren sie auch bei dem Ergrünen noch gerbstoffarm oder leer geblieben, als die übrigen der Speicherung fähigen Zellen sich bereits gefüllt hatten.

Bei *Cynanchum vincetoxicum* R. Br. wird Gerbstoff im Licht in denselben Zellen gebildet, in welchen er im Dunkel sekundär auftritt. Lichtsprosse unterscheiden sich daher von etiolierten dadurch, daß bei jenen auch alle die Zellen reichliche Gerbstoffreaktion zeigen, welche bei den letzteren nur schwache Reaktion

mit Kaliumbichromat geben. Es sind das hier die Epidermis mit den subepidermalen Schichten des Rindenparenchyms und die Haare.

Dasselbe gilt für *Convolvulus arvensis* L. Auffallend ist das Verhalten in der Sonne und im tiefen Schatten im Innern eines Brennnesselbusches gewachsener Sprosse von *Cuscuta europaea* L. Die letzteren zeigen mit Kaliumbichromat folgende Reaktionen: am Vegetationspunkt färbt sich das Dermatogen homogen gelb. Drei bis vier darunter liegende Schichten führen keinen oder nur sehr wenig Gerbstoff. Die weiter folgenden zentralen Zellschichten sind gerbstoffreich. Sehr bald treten in ihnen neben homogener Gelbfärbung anfangs kleinere, dann größere tiefbraune Kugeln auf. Weiter abwärts im Stengel weist die zentrale gerbstoffreiche Zellmasse farblose Ausbuchtungen auf, in welchen sich die ersten Gefäße bilden. Gleichzeitig erscheinen, zu einem extrafascicularen Ring geordnet, die sehr gerbstoffreichen Milchsaftschläuche, in welchen der Niederschlag wesentlich in Kugelaggregaten oder auch größeren, dunkelbraunen, kompakten Massen auftritt. Die in dieser Region nicht unbedeutende Reaktion des Rindenparenchyms nimmt abwärts im Stengel etwas ab. Seine Zellen wachsen stark und besitzen schließlich nur noch einen dünnen plasmatischen Wandbeleg, der sich mit dem Reagens gelb färbt. Eine mittlere Zone desselben stirbt ganz ab und wird zusammengepreßt. Lebhaftere Gerbstoffreaktion besitzt im älteren Stengel nur die Epidermis und das Mark, letzteres als diffuse helle Braunfärbung mit tiefer gefärbten Kugelaggregaten. Die Gefäßbündel sind mit Ausnahme des schwach gerbstoffhaltigen Weichbasts gerbstofffrei [1]). Ein anderes, vielleicht stärker beschattet gewesenes Stengelstück enthielt überall viel weniger Gerbstoff.

Ein Sonnensproß gab überall viel bedeutendere Gerbstoffreaktion als beide Schattensprosse, namentlich auch im Mark; doch war auch bei ihm das ältere Rindenparenchym mit Ausnahme der subepidermalen Schicht fast oder ganz gerbstofffrei. Auch bei anderen Pflanzen zeigen die mittleren Rindenparenchymschichten in ihrem Verhalten Analogien mit dem Mark. Beide können ihren plasmatischen Inhalt bis auf Spuren verlieren und selbst absterben, während das subepidermale Parenchym und das der unmittelbaren Umgebung der Gefäßbündel lebendig bleiben.

---

1) In einem Gefäßteil zeigten die Membranen schwache Gerbstoffreaktion, eine Erscheinung, die wohl auf Verschiebung des Gerbstoffs beim Absterben der Zelle zurückzuführen ist.

2. Blätter. Sehr deutlich ist die Bildung des primären Gerbstoffs in Laubblättern. Beispiele dafür sind von WESTERMAIER und KRAUS aufgeführt worden, denen ich die folgenden anreihe.

Blätter der Pyramideneiche zeigten sich in den Epidermen ziemlich gerbstoffarm. Nur die länglichen, über den Nerven hinziehenden Zellen enthielten größere Gerbstoffmengen. Reicher fand ich die Zellen des Holzteils der Nerven, den Weichbast, zerstreute Elemente des Hartbasts und besonders die Grenzzone zwischen Holz und Bast. Die größte Menge dieses Gerbstoffs scheint sekundär zu sein; bezüglich ihrer ergab sich kein merklicher Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern. Ein solcher trat dagegen hervor in dem chlorophyllhaltigen Blattgewebe. Während im Schattenblatt die chlorophyllführenden Zellen teils gerbstofffrei waren, teils geringe Gerbstoffmengen führten, lieferten die Pallisaden des Sonnenblatts namentlich an ihrem oberen Ende bei Behandlung mit dem Reagens einen feinkörnigen, braunen Niederschlag, und auch das übrige Mesophyll enthielt bedeutend mehr Gerbstoff als das des Schattenblatts. Die geringste Gerbstoffzunahme ließ die am wenigsten intensiv beleuchtete, der unteren Epidermis angrenzende Lückenparenchymschicht erkennen.

Sonnenblätter und Schattenblätter von *Cynanchum vincetoxicum* R. BR. zeigen untereinander übereinstimmende Gerbstoffverteilung, aber ebenfalls bedeutende quantitative Unterschiede. Sie führen den Gerbstoff fast nur in den beiden Epidermen und den brückenartig die Blattoberseite mit dem Mittelnerv verbindenden Zellen. Die Epidermis der Blattoberseite der Sonnenblätter färbt sich dunkler als die der Unterseite. Ihre Zellinhalte werden homogen braun und enthalten noch außerdem körnige, braune Massen. Die sehr langgestreckten Pallisaden, Lückenparenchym und Gefäßbündelscheide erwiesen sich als nahezu gerbstofffrei. Die erstgenannten zeigen höchstens an ihrem oberen Ende schwache Spuren einer Gerbstoffreaktion. Im Gefäßbündel finden sich nur einzelne etwas Gerbstoff führende Elemente. Die erwähnten Gerbstoffbrücken zwischen Epidermis und Gefäßbündel des Mittelnervs können nicht wohl als Wege der Querleitung des Gerbstoffs aus ersterer in letzteres angesehen werden, denn wenn dem so wäre, so sollte man erwarten, im Gefäßbündel selbst eine der in der „Brücke" enthaltenen einigermaßen entsprechende Gerbstoffmenge zu finden, was hier nicht der Fall ist. Außerdem leiten die Brückenzellen nicht zu den gerbstoffführenden Zellen des Gefäß-

bündels und seiner Umgebung hin. Die letzteren erscheinen auf dem Querschnitt ganz isoliert inmitten gerbstofffreier Elemente.

Auch Schattenblätter von *Forsythia suspensa* und *Sambucus nigra* enthielten viel weniger Gerbstoff als Sonnenblätter. Das grüne Blattgewebe zeigte sich bei *Sambucus* nur im Sonnenblatte gerbstoffhaltig und auch da nicht besonders stark (helle Braunfärbung), während die Epidermis des Sonnenblattes rotbraun, die des Schattenblattes kaum bräunlich wurde.

Die oben citierten Angaben von Kraus beziehen sich auf etwa ein Dutzend den verschiedensten Familien angehörige Dicotylen, bei welchen die makrochemische Analyse in Sonnenblättern zwei- bis viermal so viel Gerbstoff als in Schattenblättern ergab.

III. Über den Zusammenhang der primären Gerbstoffbildung mit dem Chlorophyll.

Kraus sprach 1884 (Abh. d. naturw. Ges. in Halle) den Satz aus, daß die Erzeugung des Gerbstoffs mit dem Licht in näherer Beziehung stehe, daß sie aber mit dem Chlorophyll direkt nichts zu thun habe. 1887 führte Westermaier gegen diese Ansicht die Beobachtung auf, daß bei panachierten Blättern von Hortensien und Fuchsien die Pallisadenzellen der lebhaft grünen Blattstellen mehr Gerbstoff führten als die der weißen Partieen, worauf 1888 Kraus in den Grundlinien genauer nachwies, daß die Bedingungen der Entstehung des primären Gerbstoffs mit denen der Kohlenstoffassimilation in vielen Punkten übereinstimmten, aber doch nicht völlig mit ihnen zusammenfielen. Er fand, daß nicht grüne Blätter an sich ärmer an Gerbstoff sind als grüne und auch keinen primären Gerbstoff zu erzeugen vermögen. Weiter stellte er fest, daß in kohlensäurefreier Luft mit der Bildung der Kohlehydrate auch die des Gerbstoffs unterbleibt. Andererseits aber konnte er auch zeigen, daß Kohlenstoffassimilation ohne Gerbstoffbildung statthaben könne, und zwar bei Pflanzen, welche sonst primärer Gerbstoffbildung fähig sind. Isolierte Blätter von Eichen, *Megasea ciliata, Rhododendron, Vitis* u. a. können bei mäßiger Beleuchtung an Trockengewicht zunehmen, ohne daß ihr Gerbstoffgehalt steigt. Endlich kommt Kraus zu dem Schlusse, daß die Gerbstoffbildung im Blatte mit einem Prozeß zusammenhänge, der neben der Kohlenstoffassimilation hergehe und vielleicht auf dem Wege zur Bildung der Eiweißstoffe zu suchen sei.

Meine eignen Beobachtungen sind geeignet, diese Ergebnisse

zu erweitern, weisen aber auf einen anderen Zusammenhang der Gerbstoffbildung mit der Kohlenstoffassimilation hin.

1. Bildung des Gerbstoffs aus Traubenzucker. Ich ging von der Ansicht aus, daß jener Zusammenhang vielleicht derart sein möchte, daß die Kohlenstoffassimilation die Substanzen liefere, aus welchen der Gerbstoff gebildet werde. Um diese Meinung zu stützen, mußte zuerst nachgewiesen werden, daß die Pflanze imstande sei, aus Kohlehydraten Gerbstoff zu erzeugen. Ein solcher Vorgang ist mit großer Wahrscheinlichkeit da anzunehmen, wo bei der Keimung stärkereicher Samen große Gerbstoffmengen gebildet werden, wie bei *Vicia Faba*, und ich hoffte hier an Keimpflanzen anatomische Belege dafür zu finden. An den Übergangsstellen zwischen noch stärkereichen und schon entleerten Zellen an der Basis der Kotyledonen waren indes keine Bilder zu finden, welche einen direkten Zusammenhang zwischen Stärkekörnern und Gerbstofflösung demonstriert hätten. Das ziemlich plötzliche Auftreten großer Gerbstofftropfen ohne räumliche Beziehung zu ersteren weist vielmehr darauf hin, daß die aus der Stärke entstandene Zuckerlösung die Muttersubstanz des Gerbstoffs sei.

Auch die von Möller (Mitt. des naturw. Vereins f. Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald. 1887) mitgeteilten Beobachtungen an Blättern von *Ampelopsis hederacea* zeigen eine Bildung von Gerbstoff aus Zucker. Möglichst gleiche Blätter oder verschiedene Teilblättchen desselben Blattes wurden von ihm am Abend abgeschnitten und gleich, resp. am nächsten Morgen oder nach mehrtägigem Stehen in Wasser bei dem normalen Wechsel von Licht und Dunkel, resp. im Dunkelkasten untersucht. Die am Abend sofort untersuchten Objekte und die bei normaler Beleuchtung gehaltenen zeigten einen geringeren Gerbstoff- und gleichzeitig größeren Zucker- und Stärkegehalt als die am Morgen nach dem Abschneiden, resp. nach mehrtägigem Aufenthalt im Dunkelkasten geprüften. Durch derartige Beobachtungen war die Entstehung des Gerbstoffs aus Zucker indirekt dargethan. Trotzdem blieb bei der Komplikation der in der Pflanze sich abspielenden Prozesse ein direkter Beweis wünschenswert, und einen solchen suchte ich in ähnlicher Weise zu führen, wie er früher für die Bildung der Stärke aus Zucker geführt worden ist (J. Boehm, Über Stärkebildung aus Zucker. Bot. Ztg. 1883. p. 33. A. Meyer, ib. 1886).

Leider ist es nicht möglich, von gerbstoffbildenden Pflanzen

ebenso leicht Blätter gerbstofffrei zu machen, wie man sich stärkefreie Blätter verschaffen kann. Durch Verdunkelung ließ sich keine anatomisch mit genügender Sicherheit nachweisbare Gerbstoffabnahme in Blättern der verschiedensten Pflanzen erzielen, dagegen erwiesen sich Schattenblätter als passende Objekte für die anzustellenden Versuche. Die Gerbstoffzunahme, deren sie unter geeigneten Umständen fähig sind, ist groß genug, um sich optisch nachweisen zu lassen.

Teile von Schattenblättern verschiedener Pflanzen wurden mit der Oberseite auf eine 10 %-ige Traubenzuckerlösung gelegt, nachdem die Hauptnerven an verschiedenen Stellen durchschnitten und größere schmale Stücke der Blattränder abgetrennt worden waren, um der Lösung das Eindringen zu erleichtern. Stücke derselben Blätter kamen gleichzeitig in der nämlichen Weise auf Wasser zu liegen, um später als Kontrolle zu dienen. Diese Vorsichtsmaßregel war nötig, weil manche Blätter nach dem Abschneiden noch im Dunkeln ihren Gerbstoffgehalt etwas vergrößern können (vgl. MÖLLER, l. c.). Das Ergebnis der Versuche war bei vier- bis sechstägigem Aufenthalt der Blätter auf den Flüssigkeiten — es versteht sich von selbst, daß diese im dunklen Raume standen — eine starke Zunahme des Gerbstoffgehalts besonders im Parenchym der Hauptnerven und ihrer Umgebung und im grünen Blattgewebe. Mitunter war, namentlich wenn die betreffenden Blattstücke gegen das Licht gehalten wurden, zu sehen, wie die stärkere Reaktion sich von den Nerven und den Schnittflächen aus nach den zwischenliegenden Blattteilen verbreitete. Daß es sich hier nicht etwa um eine Bildung von pathologischen Produkten handelte, wie bei den unten zu besprechenden Ringelungsversuchen, geht daraus hervor, daß die Schnittflächen der auf Wasser gelegenen Blattstücke keine stärkere Reaktion zeigten als andere Partien, und daß die fraglichen Zellen keinerlei Krankheitserscheinungen aufwiesen. Stellen, an welchen die Membranen gefärbt und die Gefäße mit braunen Substanzen erfüllt waren, wurden nicht zur Beurteilung verwandt. Jene Verstärkung der Reaktion an den bezeichneten Stellen zeigt die Wege an, auf welchen die Traubenzuckerlösung eingedrungen ist und die stärkste Gerbstoffbildung veranlaßt hat.

Darstellung der Versuchsresultate im einzelnen.

Spiraea opulifolia L.

Stücke von vier Schatten[illegible] vom 20.—28. Juni auf Wasser resp. Traubenzucker[illegible] [illegible]ren Stücke färbten sich

nach Beendigung des Versuchs mit Kaliumbichromatlösung gleichmäßig hellbraun, im durchfallenden Licht grünlich. Die Inhalte der Epidermiszellen, der zwischen den Gefäßplatten verlaufenden Elemente des Gefäßteils des Hauptnerven, viele Zellen des Siebteils und des den Nerven umgebenden Parenchyms färben sich hellbraun. In den oberen Enden der Pallisaden und in den übrigen Mesophyllzellen finden sich kleine braune Körnchen einzeln oder in weniggliedrigen Aggregaten.

Die auf Traubenzucker gelegenen Blattstücke werden im allgemeinen dunkler gefärbt. Sehr dunkelbraune Färbung an den Schnittstellen und entlang den Hauptnerven. Beide von dunkelbraunen Bändern umgeben, welche sich in das zwischenliegende Parenchym verlieren. Letzteres zeigt stellenweise ungefähr dieselbe Reaktion wie das Parenchym der auf Wasser gelegenen Blätter. Unter dem Mikroskop erscheint die Epidermis wenig oder nicht stärker gefärbt als bei den Wasser-Blattstücken. Die Elemente des Gefäßbündels des Hauptnerven aber und seiner Umgebung sind weit stärker gerbstoffhaltig als die entsprechenden Partien jener; die Gerbstoffzellen des Siebteils fast schwarzbraun. Auch Pallisaden und sonstiges Mesophyll enthalten bedeutend größere Niederschlagsmassen.

Forsythia suspensa.

Stücke von drei Blättern auf Wasser resp. Traubenzucker vom 20.—28. Juni, wie *Spiraea*. Maximum der Bräunung durch das Reagens an den Schnittstellen und entlang den Nerven. Die Epidermiszellen der Stücke auf Wasser und auf Traubenzucker mit etwa gleicher Reaktion: homogen hellbraun mit einigen kleinen, dunkleren Kugeln. Ähnliche Reaktion im Gefäß- und Siebteil der Nerven und dem grünen Blattgewebe. In den Blattstücken vom Traubenzucker sind die dunkelbraunen Kugeln im Gefäßbündel und den Pallisaden viel größer als in den Kontrollabschnitten. Ihr Durchmesser beträgt das 2—4fache von dem der in den letzteren enthaltenen.

Sambucus nigra L.

Dauer des Versuchs vom 16.—20. Mai. Die Zellen des Hauptnerven und seiner Umgebung färben sich bei den auf Traubenzucker gelegenen Blattstücken braun, in den Blattstücken vom Wasser viel heller. In den Epidermen Unterschiede im Gerbstoffgehalt nicht sicher konstatierbar.

Dem Versuch unterworfene Blätter der Pyramideneiche und von *Ribes alpinum* L. ließen keine Gerbstoffzunahme auf Traubenzuckerlösung erkennen; doch kann das an zu kurzer Versuchsdauer oder dem versäumten Anschneiden gelegen haben, wie es bei einem unentschieden gebliebenen Versuche mit *Sambucus nigra* und *Forsythia suspensa* der Fall war.

Vielleicht aus demselben Grunde hatte ein Versuch mit weißen Blättern einer panachierten *Sambucus*- und einer ebensolchen *Hedera Helix*-Pflanze keinen entschiedenen Erfolg.

Angesichts vorstehender Versuche muß die Bildung von Gerbstoff aus Traubenzucker im Blatte als bewiesen angesehen werden. Wie dieselbe erfolgt, durch welche Zwischenstufen oder unter Mitwirkung welcher im Blatte vorhandener Verbindungen, mag dahingestellt sein. Auch die selbstverständlich offen zu haltende Möglichkeit, daß der Gerbstoff auch aus anderen Substanzen entstehen könne, muß unerörtert bleiben. Jedenfalls aber ist die Verknüpfung der Gerbstoffbildung mit den Kohlehydraten die einzige, welche bisher das Resultat eines Experimentes für sich hat.

2. Gerbstoffbildung im kohlensäurefreien Raum. In den Grundlinien teilt Kraus (p. 87) eine Reihe von Versuchen mit, aus welchen hervorgehen soll, daß im kohlensäurefreien Raume kein sekundärer Gerbstoff gebildet wird bei Blättern von *Saxifraga crassifolia*, *Megasea ciliata*, *Hamamelis virginica*, *Quercus macranthera*, *Vitis vinifera* und *Nymphaea alba*.

Bei Crassulaceen (*Echeveria*, *Sempervivum*) hatte Kraus früher Gerbstoffbildung bei Kohlensäureabschluß wahrgenommen, und auch ich konnte eine solche bei *Cynanchum vincetoxicum* konstatieren. Eine Glasglocke ward mit ihrem abgeschliffenen Rand luftdicht auf eine Glasplatte aufgesetzt, durch welche mittelst einer kleinen centralen Oeffnung ein etiolierter Sproß von *Cynanchum vincetoxicum* vom Topfe aus in ihren Innenraum geleitet wurde. In letzterem befand sich eine Glasschale mit Kalilauge. Einen anderen etiolierten Sproß bedeckte ich nur mit einer Glasglocke, welche auf dem Topfrand ruhte, und so kamen die beiden Pflanzen in die Julisonne zu stehen. Nach einigen Tagen war die Gipfelknospe des Sprosses in der kohlensäurefreien Atmosphäre ergrünt und hatte einige Blättchen entfaltet. Die Gipfelknospe des Controlsprosses war abgeschnitten worden und erhielt Ersatz durch einen Achselsproß, der ebenfalls frisch grün ward und zwei kleine Blättchen bildete. Mit Kaliumbichromat färbten sich nun die grünen Blätter beider

Sprosse braun und zeigten in den Epidermen und dem Pallisadenparenchym Gerbstoff in gleichen Mengen. Stärke fand sich in den Blättern aus der kohlensäurefreien Atmosphäre nur spärlich in den Nervenscheiden und den Spaltöffnungsschließzellen, während in einem Blatte des anderen Sprosses das ganze Mesophyll stärkeerfüllt war.

Im Dunkeln erwachsene *Cynanchum*-Blätter und -Sprosse enthielten kaum Spuren von Gerbstoff.

Das Verhalten der beiden Versuchspflanzen ist ein neuer Beleg dafür, daß die Erzeugung des primären Gerbstoffes nicht direkt von der Assimilation abhängt. Das Material zu seiner Bildung müssen im vorliegenden Falle aus dem Rhizom herbeigeleitete Stoffe geliefert haben, welche erst unter dem Einflusse des Lichtes in Aktion getreten sind.

3. Versuche über Gerbstoffbildung in verschiedenfarbigem Licht. Von Interesse wäre es, etwas über die Gerbstoffbildung unter dem Einflusse von Lichtstrahlen verschiedener Brechbarkeit zu wissen. Versuche mit Schattenblättern von Pyramideneichen, *Forsythia suspensa*, *Sambucus nigra*, *Syringa sp.* und *Spiraea opulifolia*, welche unter den bekannten kaliumbichromat- und kupferoxydammoniak- erfüllten doppelwandigen Glasglocken einen oder mehrere Tage dem Sonnenlichte ausgesetzt wurden, ergaben indes kein widerspruchsfreies Resultat. Die vor dem Versuche beim Abnehmen der Blätter von der Pflanze aus ihrer Spreite herausgeschnittenen und gleich in Kaliumbichromat gelegten Kontrollstücke zeigten zu geringe Unterschiede in der Reaktion gegenüber den dem verschiedenfarbigen Lichte exponierten Blattteilen, als daß ein sicherer Schluß sich ziehen ließe. Nur in einem Falle, bei der Pyramideneiche, ließ das dem gelben Lichte einen Tag lang ausgesetzte Blatt seinem Kontrollstück gegenüber eine stärkere Gerbstoffzunahme erkennen als dasjenige, welches im blauen Lichte verweilt hatte. Der Gerbstoff der Eichenblätter tritt nicht in der Epidermis, sondern in den Pallisaden am stärksten zu Tage, und die letzteren traf auch die eben erwähnte Gerbstoffzunahme im gelben Licht. In dem Kontrollstücke fast gerbstoffrei, gaben sie nach dem Versuche namentlich in ihren oberen Enden starke Reaktion. Sollte sich dies Resultat bei weiterer Ausdehnung der Versuche bestätigen, so würde es eine weitere Illustration der oben geäußerten Ansicht über den Zusammenhang der Gerbstoffbildung mit der Chlorophyllfunktion darstellen. Ein Blatt

kann im Lichte nur so lange Gerbstoff bilden, als es Material dafür, das ist Kohlehydrate, führt. Sind diese verbraucht, so wird die Gerbstoffbildung sistiert, daher die geringe Zunahme des Gerbstoffes im blauen Lichte. Geht die Stärkebildung weiter, wie im gelben Licht, so kann auch der Gerbstoff des Blattes eine weitere Zunahme erfahren.

4. Panachierte Blätter. Meine diesbezüglichen Beobachtungen bestätigen und ergänzen nur die von Westermaier mitgeteilten. Sie lehren, daß die grünen Blattstellen in der That meist mehr Gerbstoff enthalten als die weißen. Wo Verschiebungen dieses Verhältnisses vorkommen, sind sie wohl auf das Verhältnis zwischen dem Gehalte des Blattes an sekundärem und primärem Gerbstoff zurückzuführen. Wo der erstere in größerer Menge auftritt, kann er den mikrochemischen Nachweis des Ausbleibens primärer Gerbstoffbildung unzuverlässig machen.

Evonymus radicans.

Der Gerbstoff findet sich in beiden Epidermen und ordnungslos dem grünen Blattgewebe eingestreuten Zellen. In ihnen giebt Kaliumbichromat dunkelbraune, homogene Niederschläge, welche die ganze Zelle erfüllen. Ebenfalls sehr dunkel gefärbte Niederschläge treten im Bast und der Umgebung der Nerven auf. Das chlorophyllhaltige Blattgewebe war gerbstofffrei. Nur wenig oder gar kein Gerbstoff zeigte sich in der chlorophyllfreien Zellschicht zwischen Epidermis und Pallisaden. Nur einzelne ihrer Glieder geben starke Reaktion. Die Epidermis der chlorophyllfreien Blattteile enthält bedeutend weniger Gerbstoff als die der grünen. Im übrigen ließen sich keine Unterschiede sicher nachweisen.

Hedera Helix L.

Ein bis auf wenige Linien vom Rande völlig grünes Blatt zeigt mit Kaliumbichromat intensive Braunfärbung der oberen, schwächere der unteren Epidermis. Unter der ersteren liegen zwei Schichten niedriger chlorophyllfreier Zellen, über der letzteren eine ebensolche. Beide geben schwache körnige Braunfärbung. Von den zwischen ihnen liegenden grünen Zellschichten, den Pallisaden und dem Lückenparenchym, lassen höchstens die ersteren eine Spur Gerbstoff erkennen. Der Mittelnerv zeigt nur in den zelligen Elementen des Holzteils schwache Braunfärbung. Die Zellen eines

ganz weißen Blattes besitzen den Gerbstoff in derselben Verteilung, aber viel verdünnter. Seine Epidermen färben sich nur sehr schwach mit Ausnahme der Spaltöffnungsschließzellen, welche etwas stärker, aber immer noch schwächer als die des grünen Blattes reagieren.

Der Blattstiel zeigt bei beiden Blättern in der Epidermis und drei bis vier darunter liegenden Zellschichten mit collenchymatischen Verdickungen starke Gerbstoffreaktion. Die Gefäßbündel und ihre Umgebung sind nahezu gerbstofffrei. Nur in den Bastteilen giebt Kaliumbichromat hier und da eine gelbliche Färbung.

Ziemlich bedeutenden Gerbstoffgehalt besitzen manchmal die Belegzellen der extrafasciculären Harzgänge und die Haare.

Fuchsia globosa.

Der nicht in sehr großer Menge vorhandene Gerbstoff findet sich in beiden Epidermen und dem chlorophyllführenden Mesophyll. Die farblosen Stellen enthalten an beiden Orten weniger Gerbstoff als die grünen.

Ilex aquifolium.

Die grünen Blattpartieen zeigen den nämlichen Gerbstoffgehalt wie die farblosen. Beide Epidermen und das mehrschichtige hypodermale Gewebe zeigen ansehnlichen Gerbstoffgehalt, zumal an der Blattoberseite. Das chlorophyllführende Parenchym enthält nur sehr geringe Gerbstoffmengen. Der Mittelnerv führt Gerbstoff in den zwischen den Gefäßplatten gelegenen Elementen, deren Fortsetzung im Siebteil und einem diesen umgebenden Zellenkranz.

Auch bei panachierten Blättern anderer Pflanzen, z. B. einer *Salvia sp.*, wiesen die weißen und die grünen Blattstellen keinen merkbaren Unterschied im Gerbstoffgehalt auf.

Acer Negundo L.

Das Verhalten panachierter Blätter erscheint etwas absonderlich. Dieselben besitzen unter der Epidermis ihrer Ober- und Unterseite je eine chlorophyllfreie Zellschicht. Zwischen diesen befinden sich in den grünen Teilen zwei bis drei Schichten mehr oder weniger senkrecht zur Blattfläche gestreckter Zellen mit reichlichem Chlorophyllgehalt, in den weißen Partieen ebenso viele Schichten farbloser Zellen mit isodiametrischem Querschnitt. Der Gerbstoff ist so verteilt, daß sich in der oberen Epidermis am

meisten findet, weniger in der unteren und in der oberen hypodermalen Schicht.

An allen diesen Stellen führen die chlorophyllfreien Blattteile bedeutend mehr Gerbstoff als die chlorophyllhaltigen, während der Gerbstoffgehalt der Pallisaden der letzteren nicht merklich von dem der entsprechenden Zellen der ersteren abweicht. Beide Gewebe färben sich mit dem Reagens nur schwach gelb. Auch die Züge gestreckter Epidermiszellen, welche über den Nerven hinlaufen, sind an den chlorophyllfreien Blattstellen gerbstoffreicher als an den chlorophyllhaltigen. Der ganze Befund ist somit der umgekehrte wie bei den übrigen untersuchten panachierten Blättern. Vermutlich findet er darin seine Erklärung, daß der Gerbstoff der chlorophyllfreien Blattstellen sekundärer Natur ist. Unter dieser Voraussetzung würde er nichts Überraschendes bieten.

IV. Wanderung des Gerbstoffs.

Es ist mir nur selten gelungen, durch mikrochemische Untersuchung ein Verschwinden von Gerbstoff aus Blättern bei selbst achttägiger Verdunkelung am Zweige nachzuweisen. Entweder glückte es mir überhaupt nicht sicher, einen Unterschied in der Gerbstoffreaktion zwischen den vor dem Versuche abgenommenen und den der Verdunkelung unterworfenen Blättern aufzufinden, oder die Kaliumbichromatniederschläge nahmen in den letzteren eine andere Gestalt an, welche es unmöglich machte, zu entscheiden, ob nur eine Veränderung oder selbst eine Vermehrung des Gerbstoffes stattgefunden habe, wie sie Möller (l. c.) in abgeschnittenen Blättern von *Ampelopsis hederacea* bei Verdunkelung bemerkte. Übrigens lege ich für jetzt auf diese Beobachtungen kein Gewicht, da die Erscheinungen nicht auffallend genug waren, um gegen die bei der angewandten Methode möglichen Täuschungen zu sichern. Kraus giebt an, daß bei mehrjährigen Pflanzen der Gerbstoff aus den Blättern in den Stamm gelangt und dort abwärts wandert. Dabei bleibt unentschieden, ob der Gerbstoff als solcher sich von Zelle zu Zelle bewegt oder, wie die Stärke, behufs der Wanderung eine chemische Umänderung erfährt. Diese Frage läßt sich vorläufig weder makro- noch mikrochemisch entscheiden. Die unten mitzuteilenden Untersuchungen bezwecken denn auch nicht mehr als eine Kritik der bisher in Sachen der Gerbstoffwanderung vorgebrachten anatomischen Argumente.

Ringelungsversuche.

Mehrdeutig sind zuerst die Angaben, welche Westermaier (Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. z. Berlin 1887. I. p. 131) auf Grund von Ringelungsversuchen über Gerbstoffwanderung macht, da die mikroskopischen Bilder, auf welche er sich stützt, auch unter dem Einfluß der den Versuchspflanzen beigebrachten Verwundungen direkt zustande kommen können.

Westermaier fand zum Beispiel bei einem geringelten Zweige von *Quercus pedunculata* an der Ringelungsstelle zwischen benachbarten Markstrahlen Querbinden von gerbstoffreichen Holzparenchymzellen, während jene Substanz in einem nicht geringelten Zweig in demselben Gewebe nur spärlich auftrat. Er schließt daraus, daß der sonst in der Rinde sich bewegende Gerbstoff bei Unterbrechung dieser Bahn durch die Ringelung in das Holzparenchym eingebogen sei, um in dessen Zellen die Ringelungstelle zu passieren. Ich fand die gleichen Binden an einem im Mai geringelten, im Juli untersuchten Zweige der Pyramideneiche. Die äußerste Partie des Holzkörpers der Ringelungsstelle war gerbstoffleer und farblos, dann folgte eine ziemlich breite Zone, deren Membranen nach Einwirkung des Reagens und vielleicht auch schon vorher Gelbfärbung zeigten. Hieran schlossen sich centripetal die gerbstoffhaltigen Holzparenchymbinden. Daß wir in ihrem Inhalt ein pathologisches Produkt zu sehen haben, ergiebt sich schon daraus, daß in derselben Gegend auch einige Gefäße mit den nämlichen braunen Massen sich erfüllt zeigten. Dieselben dürfen um so eher mit den von Temme (Landwirtsch. Jahrb. XIV. p. 467) und Prael (Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. XIX. 1888. p. 1) untersuchten Schutz- und Verschlußmaterialien identifiziert werden, als sie in derselben Weise, namentlich auch in Holzparenchymquerbinden, an abgestorbenen Zweigenden auftreten, wo doch von einer Wanderung des Gerbstoffes keine Rede sein kann. Möglicherweise spielt hier eine sekundäre Gerbstoffbildung mit, wie sie wohl auch wenigstens für einen Teil des im Kernholz erscheinenden Gerbstoffes anzunehmen ist, dessen Auftreten Kraus beobachtet hat.

Selbstverständlich läßt sich aus der mitgeteilten Beobachtung kein strenger Beweis gegen Westermaier's Ansicht über die Bedeutung der gerbstoffhaltigen Parenchymbinden an den Ringelungsstellen ableiten. Sie genügt aber, um seine Beobachtung als

Beweisgrund für die Gerbstoffwanderung zu entkräften. Besonders deutlich wird dies durch folgenden Versuch:

Im Frühjahre 1888 wurden zwei Zweige von *Corylus avellana* L., Gabeläste desselben Mutterzweiges, einige Centimeter über der Gabelungsstelle vor dem Austreiben der Knospen geringelt. Der eine von ihnen ward der Knospen beraubt, die bei dem anderen normal austrieben. Am 1. Juni wurden beide Zweige abgeschnitten und nach Behandlung mit Kaliumbichromat in Alkohol gesetzt. Bei der Untersuchung im vergangenen Winter fanden sich bei beiden Zweigen an der Ringelungsstelle die Westermaier'schen Binden. Beide Zweige ergaben in den Markstrahlzellen, den äußersten und einigen inneren Zellen des Marks schwache Gerbstoffreaktion. Die sehr engen Zellen an der äußeren Grenze des vorletzten Jahrrings wiesen gelb gefärbte, einzelne auch braune Inhalte auf. Unter den centripetal folgenden Holzzellen zeigten ebenfalls nicht wenige braunen Inhalt, und diese bildeten stellenweise ganz Westermaier's Abbildung entsprechende Querstreifen von Markstrahl zu Markstrahl. Ober- und unterhalb der Ringelstellen genommene Querschnitte zeigten die Gelb- und Braunfärbung jener engen Elemente und der hinter ihnen liegenden Holzzellen nicht. Ein Unterschied zwischen der Reaktion der Ringelstellen des belaubten und des knospenlosen Zweiges war mikroskopisch nicht mit Sicherheit festzustellen. Da in dem letzteren aber sicherlich keine Gerbstoffwanderung stattfand, so ergiebt sich, daß jene Reaktion als Hinweis auf das Stattfinden einer Gerbstoffwanderung oder deren Weg nicht benutzt werden kann.

Nach Analysen von Kraus findet indes ein Überschreiten von Ringelstellen durch den Gerbstoff überhaupt nicht oder nur beschränkt statt. Mit sehr verschiedenen Pflanzen, Roßkastanien, Apfelbäumchen, Robinien u. a. angestellte Versuche zeigten in geeigneter Jahreszeit stets ein Mehr an Gerbstoff oberhalb der Ringelstelle, welches bis fast aufs Doppelte des Gerbstoffgehalts unterhalb derselben steigen konnte. Die Erklärung hierfür wird darin gefunden, daß der von den Blättern kommende Gerbstoff an der Ringelstelle eine Stauung erfahren habe. Allerdings könnte eine solche auch durch nur partielle Unterbrechung der Ableitung, durch bloße Beschränkung, nicht völlige Aufhebung der Weiterwanderung bedingt sein. Trotzdem möchte ich auch folgenden von mir beobachteten Fall nicht für beweiskräftig im Sinne

Westermaier's halten. Ein im Mai geringelter Zweig von *Aesculus pavia* zeigte über und unter der Wunde in Rinde und Bast Gerbstoff in großer Menge. Mark, Markstrahlen und Holz waren gerbstoffrei. Nur an der Ringelungsstelle selbst führten Gefäße, Holzparenchym und Markstrahlen einer nicht sehr tief unter der bloßgelegten Oberfläche befindlichen Zone eine Substanz, welche mit Eisenchlorid teilweise Gerbstoffreaktion gab, deren Untersuchung mit Kaliumbichromat aber daran scheiterte, daß sie zum Teil schon an dem eben abgeschnittenen Zweige Gelb- bis Braunfärbung zeigte. Was besonders dazu anlockt, der Erscheinung die Westermaier'sche Deutung zu geben, ist der Umstand, daß die Gerbstoffzone der Ringelungsstelle über und unter der letzteren durch denselben Stoff führende Elemente mit den zahlreichen gerbstoffbeladenen Zellen des Callusgewebes und des Rindenparenchyms in Verbindung steht.

Verhalten des Gerbstoffs bei der Bildung von Adventivwurzeln.

Beobachtungen, welche ich im vergangenen Sommer anstellte, beziehen sich auf die angeblichen Wanderungen des Gerbstoffs bei der Bildung von Adventivwurzeln. Westermaier untersuchte diesen Prozeß bei abgeschnittenen Zweigen von *Salix fragilis* und giebt als Resultat seiner Untersuchung folgendes an (l. c. p. 132): „Nach der Wurzelbildung dreijähriger Zweige konnte man nun mehrfach an denjenigen Querscheiben, an welchen die Wurzeln entsprangen, konstatieren, daß gerade an dem Radius, der von der Wurzelinsertion aus zum Mark läuft, im äußersten (dritten) Jahrring des Holzes deutlich Gerbstoft in manchen Markstrahlen sichtbar war, während der ganze dritte Jahrring vor der Bewurzelung sich frei von Tannin erwies. Bemerkenswert ist ferner, daß auf dem betreffenden Radius, in welchem im äußersten Jahrring nur Gerbstoff sich vorfand, derselbe jetzt im innersten Jahrring gelegentlich schwächer vertreten war als in dem übrigen Markstrahlengewebe desselben Jahrrings. Es hat hiernach eine Verschiebung des genannten Zellinhalts von innen nach außen stattgefunden." Meine Beobachtungen stimmen mit dieser Auffassung nicht überein. Ich fand auf dem Radius der Austrittsstelle der Adventivwurzel die Markstrahlzellen aller drei Jahresringe etwas gerbstoffreicher als die der übrigen Radien, und zwar war der Gerbstoffüberschuß im äußersten Jahresring nur ganz gering, in den beiden innersten

bedeutend stärker. Auch bei einem zweijährigen Zweige erwiesen sich an der Durchbruchsstelle einer Adventivwurzel die Markstrahlen des innersten Jahresringes gerbstoffreicher als die des äußeren. In keinem der beiden Fälle war von Translokation oder Verschwinden des Gerbstoffs etwas zu bemerken. Die Vermehrung desselben in den Markstrahlen des wurzelbildenden Radius darf wohl mit der Bildung sekundären Gerbstoffs an Vegetationspunkten und anderen Orten, wo Neubildungen stattfinden, in Beziehung gesetzt werden. An allen diesen Stellen geschieht die Gerbstofferzeugung im Gefolge einer Anhäufung von Baustoffen, und nach den oben mitgeteilten Versuchen über die Bildung des Gerbstoffes aus Traubenzucker ist es nicht unwahrscheinlich, daß die letztere mit ersterer in ursächlichem Zusammenhange steht.

Auch in der Rinde des Mutterzweiges findet in der Nähe der Adventivwurzeln eine Gerbstoffanhäufung statt. Ohne daß die entfernteren Rindenteile deshalb eine Gerbstoffverminderung zeigten, ist die junge Wurzel von einem mehrschichtigen, dem Mutterzweige angehörigen Mantel besonders reicher Gerbstoffzellen umgeben. Auch die Zellen des an der Durchbruchsstelle gebildeten Callus sind gerbstoffreich. Sie wuchsen im feuchten Raume z. T. zu Haaren aus, welche mit Kaliumbichromat sich tief braun färbende Kugeln enthielten. Die jungen Wurzeln selbst führten im Rindenparenchym viele gerbstoffreiche Zellen, aber weniger als die Stammrinde. Ihr Gefäßbündel besaß ziemlich viel Gerbstoff in den zentralen dünnwandigen Elementen und einigen wenigen daran anschließenden Gliedern der Bastteile.

Auf die Angaben über Gerbstoffwanderung, welche in der früher citierten Arbeit von Horn enthalten sind, braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Der Verfasser wendet das Wort „Wanderung“ überall da an, wo er den Gerbstoffgehalt einer Zelle abnehmen, den einer anderen zunehmen zu sehen glaubt. Seine übrigens richtigen und genauen Beobachtungen haben für die uns hier beschäftigende Frage keine Bedeutung.

An die von Kraus konstatierte Auswanderung des Gerbstoffs aus den Blättern während der Vegetationszeit erinnert die Gerbstoffentleerung vieler Blätter im Herbst vor dem Laubfall. Eine

solche ist von Westermaier (l. c. 1885. XLIX. p. 177) und Kraus (l. c. p. 29 u. p. 117) beobachtet worden. Beide fanden in keinem Falle ein annähernd vollständiges Verschwinden des Gerbstoffs aus herbstlich gefärbten Blättern, nicht selten aber doch eine beträchtliche Abnahme. Letztere fand ich optisch konstatierbar bei *Robinia pseudacacia* L. Während noch grüne Blätter im September tiefbraun reagierten, zeigten sie beim Beginn der Vergilbung diese Färbung nur noch in der Umgebung der Nerven oder sie wurden durchweg nur hellbraun. Im übrigen bieten meine Beobachtungen über diesen Punkt nichts Bemerkenswertes. Die von Westermaier beschriebene Gerbstoffansammlung und Rotfärbung bei *Ligustrum*-Blättern über Ringelungsstellen konnte ich noch im Oktober feststellen.

V. Verschwinden des Gerbstoffs.

Untersuchungen über die Rolle, welche der Gerbstoff im Leben der Pflanze spielt, haben sich vor allem mit der Frage zu befassen: Wird der Gerbstoff irgendwo und irgendwann in der lebendigen Pflanze verbraucht. Erst das Gelingen des Nachweises, daß eine Substanz während des Lebensprozesses eine chemische Veränderung erfährt, berechtigt dazu, sie als Glied, nicht als Abfallsprodukt des Stoffwechsels zu betrachten. Die Beantwortung der obigen Frage ist um so schwieriger, als ein Verschwinden des Gerbstoffs aus einer Zelle nicht notwendig einen Gerbstoffverbrauch bedeuten muß. A priori könnte dasselbe ebenso gut durch eine Auswanderung der Substanz an andere Orte des Pflanzenkörpers bedingt werden. Ferner ist die Feststellung des Verschwindens selbst nicht immer leicht. Wenn es sich nicht um ziemlich bedeutende Änderungen im Gerbstoffgehalt handelt, können die mikrochemischen Reaktionen täuschen, und doch muß ihnen häufig die Entscheidung überlassen bleiben.

Analysen vermögen wohl zu zeigen, daß der Gerbstoffgehalt einer ganzen Pflanze oder eines Pflanzenteiles sich verringert, sie beweisen jedoch nichts, wenn sie keine Abnahme des Gerbstoffs ergeben. Liegt doch die Möglichkeit vor, daß bei zwei benachbarten Zellen in der einen Gerbstoff verbraucht werde, während er in der anderen im selben Maße neu gebildet wird. In einem solchen Falle aber würde die makrochemische Analyse von einem Verschwinden des Gerbstoffs nichts anzuzeigen wissen. Auch

darüber, ob in einem bestimmten Falle Auswanderung oder Verbrauch des Gerbstoffs vorliegt, wird unter Umständen die mikroskopische Untersuchung besser Aufschluß geben können als die Analyse.

Litteratur.

Die einfachsten und unzweideutigsten Objekte für das Studium des Verhaltens des Gerbstoffs bieten die gerbstoffhaltigen Algen. Der Gerbstoff tritt in ihren Zellen in kleinen Bläschen auf und verschwindet auch bei längerer Verdunkelung nicht. PFEFFER (Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen II. 2. p. 218) sah während eines zwölftägigen Aufenthalts im Dunkeln die Gerbsäurebläschen von *Zygnema cruciatum* AG. unverändert bleiben und Zellen von *Oedogonium sp.* nach siebzehntägiger Verdunkelung Methylenblau ebenso speichern wie vorher. Nach KLEBS (ib. III. p. 560) „scheint die Menge der Bläschen (der Zygnemen) bei langsamer Verhungerung etwas abzunehmen". Ich selbst bemerkte bei *Mesocarpus* auch nach vieltägiger Verdunkelung keine Gerbstoffabnahme. Hiernach hindert nichts, den Algengerbstoff als Schutzsekret aufzufassen, welches für viele, bei ihrer sonstigen Wehrlosigkeit, von höchster Bedeutung sein muß. Um mit Sicherheit zu entscheiden, ob er nicht außerdem eine chemisch-physiologische Rolle zu spielen hat, müßten weitere Untersuchungen über sein Verhalten bei energischem Wachstum oder vielleicht zur Fruktifikationszeit vorliegen.

Bei den höheren Pflanzen ist es bisher fast nirgends möglich gewesen, einen Gerbstoff**verbrauch** mit Sicherheit darzuthun. KRAUS findet ein wirkliches, nicht auf Wanderung beruhendes Verschwinden des Gerbstoffs bei der Bildung der braunen Farbstoffe in vertrocknenden Blättern und älteren Stämmen und Rhizomen. Nur bei der Entstehung der Phlobaphene, welche die Chemie als Spaltungsprodukte des Gerbstoffes kennt, sowie bei dem Auftreten des Xylochroms oder der Kernstoffe, welche bei der Verkernung des Holzes eine Rolle spielen, soll Gerbstoff im Pflanzenkörper verbraucht werden.

Einen Fall von Verschwinden des Gerbstoffs, welches anscheinend nicht auf Verbrauch beruht, giebt KLERCKER an (l. c. p. 50). Er fand, daß der Gerbstoff der Wurzelhaare von *Salix caprea* in die Spitzen der jungen Haare wandert und dort verschwindet, und nimmt einen ähnlichen Vorgang auch für andere

Fälle an, in welchen der Gerbstoff der Oberhautzellen bei der Haarbildung unsichtbar wird. Als Baustoff wird dieser Gerbstoff jedenfalls nicht benutzt, denn Wurzeln von *Doronicum*, in deren Oberhautzellen der Gerbstoff durch Methylenblau fixiert worden war, bildeten gleichwohl normale Haare aus. KLERCKER vermag nur nicht zu entscheiden, ob eine irgendwie bewirkte Exosmose des Gerbstoffs vorliegt, oder ob der letztere in die Zellwand einwandert, etwa um ihre Permeabilität für Wasser und Nährsalze zu steigern. STAHL's (l. c. p. 120) Angaben über die Wurzelhaare von *Oxalis acetosella,* deren Spitze er außen mit einem von einer zarten Hülle umgebenen Gerbstofftropfen versehen fand, lassen vermuten, daß der Gerbstoff aus den Haaren austritt, um dort vielleicht irgendwie als Schutzmittel zu funktionieren.

Weitere in der Litteratur verzeichnete Angaben, nach welchen der Gerbstoff als Baustoff oder wenigstens zur Zuckerbildung verbraucht werden soll, bedürfen wohl noch der Bestätigung. So die in den Arbeiten von STADLER (Beiträge zur Kenntnis der Nectarien etc. Berlin 1886) und E. SCHULZ (Über Reservestoffe in immergrünen Blättern mit besonderer Berücksichtigung des Gerbstoffs. Flora 1888. p. 223 ff.) enthaltenen Mitteilungen.

STADLER fand in dem Gewebe vieler Nektarien Gerbstoff und giebt für *Saxifraga mutata* an, daß er dort mit dem Ende der Honigbildung zur Zeit des Welkens verschwunden sei. Da er in dem Nectariumgewebe derselben Pflanze nur wenig Stärke vorfand, so schließt er, daß jener Gerbstoff das Material zur Honigbildung geliefert habe. *Saxifraga mutata* stand mir nicht zu Gebote. Bei der Untersuchung junger und eben welkender Blüten anderer Arten, z. B. von *Saxifraga cordifolia*, fand ich indes keine Unterschiede im Gerbstoffgehalt. In jedem Falle also sind nähere Angaben erwünscht, als sie sich in dem STADLER'schen Werke finden.

E. SCHULZ ließ *Vinca*-Pflanzen in einem Topfe an einer wenig beleuchteten Stelle im Warmhause austreiben und beobachtete, daß bei der Entwickelung von Axillarsprossen in den älteren Blättern der Gerbstoffgehalt sich verminderte, namentlich aus dem Collenchym vollständig verschwand. Da er in den neuen Sprossen keinen Gerbstoff nachweisen konnte, so schließt er aus dieser Beobachtung, daß ein Verbrauch stattgefunden habe. Ich selbst untersuchte im Frühjahr im Schatten eines großen Haselstrauches wachsende Pflanzen von *Vinca minor*. Die alten Blätter führten namhafte

Gerbstoffmengen nur in der oberen Epidermis und dem über dem Hauptnerven liegenden Collenchym. Weder an diesen Stellen noch in dem gerbstoffarmen Mesophyll fand ich indes Unterschiede in dem Gerbstoffgehalte zwischen den Blättern ausgetriebener und noch ruhender Pflanzen. Neue Untersuchungen mögen entscheiden, ob E. Schulz durch individuelle Verschiedenheiten der von ihm untersuchten Blätter getäuscht worden ist, oder unter seinen Versuchsbedingungen wirklich ein Gerbstoffverbrauch stattfindet. Die übrigen Angaben von E. Schulz bringen kein hier zu berücksichtigendes Material. Sie liefern nur ein Bild der anatomischen Verteilung des Gerbstoffes in den untersuchten Objekten, und rein aus dieser wird seine Rolle abgeleitet. Der Verfasser sagt ausdrücklich: „Der Gerbstoff ist als gespeicherter Reservestoff anzusehen, wenn er sich während der Vegetationsruhe in Elementen des Mestoms findet, welche unter den Namen Amylom fallen", und weiter: „in allen den Fällen, wo er während der Ruheperiode in Zellen, die zum Assimilationsgewebe gehören, anzutreffen ist, kann seine ernährungsphysiologische Funktion nicht in Frage kommen."

Diese Sätze werden nicht etwa experimentell begründet, sondern als Axiome dem übrigen zu Grunde gelegt. Ein solches Verfahren ist aber für die Entscheidung der uns beschäftigenden Fragen vorläufig nicht zu verwerten. Die Hinweise, welche die anatomische Verteilung eines Stoffes für die Erkennung seiner Funktion an die Hand giebt, sind gewiß hoch anzuschlagen; aber sie besitzen doch nur heuristischen oder bestätigenden Wert. Beweise kann nur die Beobachtung des physiologischen Verhaltens, unterstützt durch den Versuch, liefern. Der einzige von Schulz angegebene Versuch ist aber der oben citierte mit einer *Vinca*-Art.

Die Angabe Haberlandt's (Physiologische Pflanzenanatomie. p. 284), wonach in Epidermis und Assimilationsgewebe immer grüner Blätter (*Mahonia* u. a.) zur Winterszeit vorhandene beträchtliche Gerbstoffmengen bei dem Wiedererwachen der Vegetation wenigstens zum Teil wieder verschwinden, ist zu allgemein gehalten, um hier beweisend ins Gewicht zu fallen.

Ebenfalls nicht einwandsfrei sind die in Horn's oben citierter Dissertation enthaltenen Angaben über ein Verschwinden des Gerbstoffs aus den spießförmigen Haaren der von ihm untersuchten Compositen. Ich fand die noch einzelligen jungen Spießhaare von *Achillea asplenifolia* sehr schwach gerbstoffhaltig. Nachdem sie

durch Querteilung mehrzellig geworden sind, beginnt ihre Endzelle stark zu wachsen, wobei ihre bereits anfangs höchst geringe Gerbstoffreaktion ganz verschwindet. Es mag dahingestellt bleiben, ob sie infolge der mit dem Wachstum verbundenen starken Verdünnung des Zellsaftes undeutlich wird, oder ob der Gerbstoff sich wirklich verliert; in keinem Falle kann die Rede davon sein, daß die starke Reaktion, welche gleichzeitig in den Basalzellen des Haares eintritt, auf einer basipetalen Wanderung des Gerbstoffs der Endzelle beruhe. In den Basalzellen ist Gerbstoff neu gebildet worden, der bis zum Tode des Haares erhalten bleibt.

Endlich mag hier noch an eine Angabe von RULF erinnert werden, nach welcher bei der Keimung von *Cynoglossum officinale* L. am Licht Gerbstoff in den Kotyledonen verbraucht werden soll. RULF (Inaug.-Dissert. Halle a. S. 1884. p. 29) hat in je zehn Pflanzen in verschiedenen Altersstadien den Gerbstoff nach der von KRAUS angewandten Methode durch Titration mit Chamäleonlösung bestimmt und folgendes gefunden:

I. Kotyledonen noch etioliert; Stengel 4 cm lang.

	Wurzel	Hypokotyl	Kotyledonen
Frischgewicht gr . . .	0,248	1,739	0,736
Chamäleon ccm	0,2	0,3	4,5
„ „ auf 1 gr	0,8	0,2	6,1

II. Kotyledonen noch grün. Bl. 1 noch klein.

	Wurzel	Hypokotyl	Kotyledonen	Bl.
Frischgew. gr . .	0,476	0,401	1,111	0,071
Cham. ccm . . .	0,6	0,6	2,9	0,1
„ „ auf 1 gr	1,7	1,5	2,6	1,4

Die Kotyledonen zeigen eine starke Abnahme des Gerbstoffgehalts.

III. Erstes Blattpaar groß. Die Kotyledonen beginnen zu welken.

	Kotyledonen	Blattp. 1 alt	Blattp. 2 jung
Frischgew. gr . . .	1,118	0,352	0,045
Cham. ccm	1,0	0,9	0,1

Der Gerbstoff ist zum größten Teil aus den Kotyledonen verschwunden.

Übereinstimmend mit diesen Analysenresultaten hatte ich, schon ehe mir dieselben bekannt wurden, eine Abnahme der Gerbstoffreaktion in den heranwachsenden Kotyledonen von *Cynoglossum* mikrochemisch nachgewiesen, welche sich nicht aus der mit dem

Wachstum erfolgenden Verdünnung der Zellsäfte erklären ließ. RULF folgert aus seinen Zahlen einen Verbrauch des Gerbstoffs, weil er keine Wanderung desselben in Stengel oder Wurzel annehmen zu dürfen glaubt, da er „in letzterer an der Vegetationsspitze stärker auftritt, um weiter hinauf nachzulassen", und im Stengel keine erheblichen Gerbstoffmengen mehr zum Vorschein kommen. Da es sich überhaupt nur um geringe Gerbstoffmengen handelt, bedarf der letzte Punkt keiner weiteren Berücksichtigung. Gegen den ersten läßt sich geltend machen, daß Wanderung und Speicherung streng auseinanderzuhalten sind. In den Zellen einer Wanderungsbahn brauchen die wandernden Substanzen nur in geringen Mengen vorhanden zu sein, während sie an ihrem Ende sich häufen. Allem Anschein nach handelt es sich im vorliegenden Falle um eine Auswanderung eines Teiles des Gerbstoffs aus den bald welkenden Kotyledonen, welche der partiellen Entleerung der herbstlichen Blätter zu vergleichen ist.

Verschwinden des Gerbstoffs bei der Korkbildung.

Meine eignen Untersuchungen über ein eventuelles Verschwinden des Gerbstoffs aus der Zelle erstreckten sich zuerst auf das Phellogen verschiedener Pflanzen. Seit lange besteht die Angabe, daß bei der Korkbildung Gerbstoff verschwinde, meines Wissens ist aber der Vorgang niemals genauer verfolgt worden und so sind bisher die Fragen offen geblieben, ob die junge Korkzelle schon bei ihrer Entstehung sehr gerbstoffarm oder gerbstofffrei ist, ob sie bei der Teilung ihrer Mutterzelle keinen Gerbstoff mitbekommen hat, oder ob derselbe später aus ihr auswandert, oder endlich, ob er mit ihrem Protoplasma an Ort und Stelle verändert wird.

Pflanzen, deren Phellogen stark gerbstoffhaltig ist, während ihr Kork selbst keinen Gerbstoff führt, sind z. B. *Ulmus suberosa* EHRH., *Corylus Avellana* L., *Populus dilatata* AIT. und der Ahorn.

Die mikroskopische Untersuchung der Rinde einer *Acer*-Art im Juni zeigt, daß anfänglich die junge Korkzelle etwa ebensoviel Gerbstoff enthält wie ihre als Glied des Phellogens weiter lebende Schwesterzelle. Während sie heranwächst, wird ihre Gerbstoffreaktion, anfänglich wohl nur infolge von Wassereintritt in die Zelle, schwächer. Schließlich erscheint nur noch der wandständige körnige Plasmarest mit Kaliumbichromat braun oder bräunlich gefärbt und mit dessen Verschwinden hört auch die Gerbstoff-

reaktion meist auf. Aus dem Vorhandensein des Gerbstoffs in den absterbenden oder schon abgestorbenen Zellen darf geschlossen werden, daß er nicht, was sonst denkbar wäre, in die Phellogenzellen zurückwandert, sondern an Ort und Stelle in der jungen Korkzelle eine Veränderung erleidet. Worin diese besteht, darüber lassen sich nur Vermutungen aufstellen; ein zeitlicher Zusammenhang zwischen dem Eintreten der Verholzung und Verkorkung und dem Schwinden des Gerbstoffs ließ sich nicht nachweisen; auch zeigten die Membranen der verkorkenden und verkorkten Zellen keine Gerbstoffreaktion. So bleibt wohl die Annahme am wahrscheinlichsten, daß der Gerbstoff bei der Bildung der braunen Korkfarbe verwandt werde. Ein Ende März abgeschnittener und mit Kaliumbichromat behandelter Zweig von *Populus dilatata* AIT. zeigte die Phellogenzellen neben Stärkekörnern ganz erfüllt von Aggregaten brauner Kugeln, an Stelle deren die jüngsten Korkzellen homogene, sie manchmal ganz erfüllende gelbe oder braune Massen enthielten. Im frischen Zweige waren diese letzteren gelblich-grün und stark glänzend und färbten sich mit Eisenchlorid schwarz. Sie dürften somit Gerbstoff oder eine verwandte Substanz repräsentieren. Dieselbe Substanz fand ich Ende Juli in den jüngsten Korkzellen, während die weiter nach außen gelegenen meist inhaltsleer waren. Da die Membranen der betreffenden Zellen bereits verkorkt waren, haben wir es hier jedenfalls mit einem Exkret zu thun, an dessen Bildung der Phellogengerbstoff allem Anschein nach in erster Linie beteiligt ist.

Bei der Pappel trat auch Gerbstoffreaktion der verkorkenden oder verkorkten Membranen auf. Die tertiären Verdickungsschichten, welche bekanntermaßen namentlich auf den inneren Tangentialwänden eine bedeutende Dicke erreichen, färbten sich mit Eisenchlorid dunkel, mit Kaliumbichromat braun, gaben aber auch mit Chlorzinkjod Cellulosereaction. Wenn auch der Verdacht vorliegt, daß sie erst beim Absterben Gerbstoff gespeichert haben, so darf doch das Vorkommnis gerade an der bezeichneten Stelle nicht verschwiegen werden.

In den Zellen der das Korkgewebe überziehenden Epidermis blieb in allen untersuchten Fällen der Gerbstoff unverändert liegen.

Verschwinden des Gerbstoffs aus Zellen mit sich verdickenden Membranen.

In ähnlicher Weise wie aus den Korkzellen verschwindet der

Gerbstoff aus in der Ausbildung begriffenen Gefäßen. Der Vorgang läßt sich bei *Silphium perfoliatum* und verwandten Pflanzen leicht beobachten und wird dort auch von HORN angegeben. Das Cambium führt hier ziemlich viel Gerbstoff, der auch nach der Verholzung der Gefäßmembranen noch eine Weile erhalten bleibt. Er verschwindet mit dem Verschwinden des lebenden Protoplasmas, nachdem zuletzt noch der der Gefäßwand angeschmiegte Plasmarest die Reaktion mit Kaliumbichromat gezeigt hat. In den zwischen den Gefäßen befindlichen lebenden Elementen bleibt der Gerbstoff auch weiterhin erhalten.

Hier anzuschließen ist das bereits p. 26 erwähnte Verschwinden des Gerbstoffs aus den Gefäßbündelinitialen von *Chondrilla juncea*. In beiden Fällen bleibt fraglich, ob Auswanderung des Gerbstoffs oder Verbrauch an Ort und Stelle vorliegt; besonders hervorzuheben ist, daß eine Beteiligung des Gerbstoffs bei der Verdickung oder Verholzung der Membranen sich bisher nicht hat beweisen lassen. Eine solche braucht auch nicht stattzufinden in den der Sklerose anheimfallenden Zellen, welche bei unseren Beispielen die peripherischen Partien des Marks und das zwischen den Gefäßbündeln gelegene Gewebe ausmachen. Aus diesen Elementen schwindet der Gerbstoff oft, wenn ihre Plasmakörper noch am Leben sind, die Verholzung aber schon eingetreten ist. Den Gedanken an ein Eintreten des Gerbstoffs in die Membran könnte höchstens der Umstand erwecken, daß der Kaliumbichromatniederschlag zuletzt häufig als wandständiger, braungelber Streif sichtbar ist.

Für Collenchym und Bastfasern gilt, daß der Gerbstoff in ihnen oft noch nach anscheinend vollendeter Membranverdickung vorhanden ist. Später kann er schwinden, wie aus dem übrigen Rindenparenchym.

Verschwinden des Gerbstoffs aus Zellen der Rinde und des Marks.

Schon oben (p. 26) wurde angegeben, daß bei den Compositen nahe an den Stengelvegetationspunkten alle Zellen des Querschnitts, mit Ausnahme etwa der Gefäßbündelinitialen mit Gerbstoff erfüllt sind. Später ändert sich dieser Zustand in der Regel dahin, daß nur noch die Epidermis mit den ihr angrenzenden Rindenparenchymschichten, die Gefäßbündelscheiden und etwa noch das Cambium mit einigen Elementen des Basts und des Holzes beträchtlichere Gerbstoffreaktion zeigen; in den ältesten Internodien können

selbst die Epidermis und etwaige Idioblasten die einzigen Träger der Gerbstoffreaktion sein.

Die mikroskopische Untersuchung vermag wenigstens einige Anhaltspunkte für die Beurteilung des Verbleibs des Gerbstoffs der übrigen Gewebe zu geben, welche auch den p. 19 mitgeteilten Beobachtungen über *Vicia Faba* zu gute kommen.

Behandelt man verschieden alte Glieder eines diesjährigen Sprosses von *Sambucus nigra* mit Kaliumbichromat, so färben sich die Endknospe und die ersten, noch kaum gestreckten Internodien tief schwarzbraun, die folgenden successive weniger dunkel, bis endlich die ursprüngliche grüne Farbe erhalten bleibt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt in den Epidermiszellen einer Partie, welche makroskopisch ganz dunkelbraun erscheint, ziemlich helle homogene Braunfärbung nebst einem spärlichen körnigen Niederschlag. In denen der grün gebliebenen Internodien sind die Körnchen nicht mehr zu finden und die Färbung ist ganz im Verhältnis der bis zum Drei- und Mehrfachen gehenden Vergrößerung der Zellen schwächer geworden. Ein Verschwinden von Gerbstoff ist hier nicht nachweisbar. Wenn ein solches stattgefunden hat, so müßte im selben Maße in den Epidermiszellen Gerbstoff neu gebildet worden sein.

Etwas anders verhält sich das Mark. Seine Zellen zeigen anfangs dieselbe Reaktion wie die Epidermis. Mit dem Wachstum nimmt auch hier die Intensität der Färbung ab, aber diese Abnahme geht weiter: In den meisten Zellen bleiben nur braune Gerinnsel und in vielen ist schließlich überhaupt kein Gerbstoff mehr nachzuweisen. Dieser Fall kann bereits in Zellen eintreten, für welche die unter dem Einfluß des Reagens stattgehabte Ablösung des schon sehr dünn gewordenen Plasmaschlauchs von der Membran beweist, daß sie noch der Plasmolyse fähig, also nicht abgestorben waren. Andererseits finden sich die erwähnten Gerinnsel noch in bereits abgestorbenen Zellen, in welchen nur mehr der Kern, welcher sich zuletzt in ein formloses Körnerhäufchen verwandelt, und die Plastiden deutlich zu erkennen sind.

Die in der Rinde und dem peripherischen Mark verlaufenden stark gerbstoffhaltigen Schläuche lassen keine Verminderung ihres Gehaltes erkennen.

Besonders lehrreich war die Untersuchung eines Stengels von *Chondrilla juncea* zur Zeit der lebhaftesten Vegetation.

Nahe dem Vegetationspunkt erzeugte das Reagens in dem zentralen Teil des Grundgewebes homogene Braunfärbung, während

die peripherischen Partien fast farblos blieben. Die Intensität der Färbung nimmt weiter abwärts im Stengel anfänglich etwas zu, dann, mit der fortschreitenden Vergrößerung der Zellen, ab. In diesem Stadium, etwa $^1/_8$ Millimeter unter der Stengelspitze, treten in dem Zellinhalt dunkelbraune Kugeln auf, welche weiterhin sich in stumpfeckige, mehr grau-braune Körper verwandeln. Während die Zellen nun rasch in die Breite wachsen und transversale Teilungen erleiden, schwindet die homogene Färbung bis auf ein Minimum und auch jene Körper verändern sich, indem sie in kleine Körnchen zerfallen, die zum Teil noch braun zum Teil farblos erscheinen. Die Zellen sind um diese Zeit zwar inhaltsarm, aber kaum schon abgestorben. Eine Spur von Gelbfärbung zeigt ihr Lumen fortwährend und besonders auf den Transversalwänden finden sich noch lange Ansammlungen bräunlicher Körnchen.

Die beschriebenen Vorgänge spielen sich in einem etwa vier Millimeter langen Stengelstücke ab. Weiterhin schreitet die Entleerung der Zellen von Plasma und Gerbstoff fort, bis von beiden keine Spur mehr zu finden ist.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir es im vorliegenden Falle mit einem wirklichen Verschwinden des Gerbstoffs zu thun haben; und zwar ist derselbe seiner Entstehung nach hier wohl teils primär, teils sekundär. Die braunen Kugeln und die aus ihnen hervorgehenden Körper zeigen das Vorhandensein des festweichen Gerbstoffs an, von welchem Klercker (l. c.) spricht. Zweifelhaft bleibt wieder, ob sein Verschwinden eine chemische Veränderung an Ort und Stelle — sei es zum Verbrauch, sei es behufs einer Auswanderung — bedeutet, oder ob er als Gerbstoff die Zelle verläßt. Ein Umstand, der für die erste Möglichkeit geltend gemacht werden könnte, ist das Auftreten farbloser Körnchen bei der Behandlung der den Gerbstoff verlierenden Zellen mit Kaliumbichromat an Stelle der typischen Reaktion. Indes sind die Vorgänge, welche sich bei dem Eintreten der letzteren abspielen, noch zu unklar, als daß ein solches Argument viel Gewicht haben könnte.

Dieselben Erscheinungen wie das Mark der *Chondrilla*-Stengel zeigt eine mittlere Partie des Rindenparenchyms z. B. bei *Silphium perfoliatum* und das dünnwandige Parenchym des Mittelnerven der lanzettlichen Blätter von *Chondrilla*. Diese Gewebspartien gleichen, wie die früher erwähnte Mittelrinde von *Cuscuta*,

auch darin dem Mark, daß sie ziemlich früh dem Absterben anheimfallen können.

Verhalten des Gerbstoffs in reifenden Früchten.

Mehr anhangsweise mögen noch wenige Beobachtungen an Früchten mitgeteilt werden, welche die Resultate einiger Kraus-schen Analysen zu ergänzen geeignet sind. Kraus (Grundlinien p. 19) fand bei verschieden alten Früchten von *Saxifraga cordifolia* und *S. crassifolia, Sarothamnus scoparius* und *Cynoglossum spec.* eine Zunahme des Gerbstoffgehalts während des Reifungsprozesses; bei *Saxifraga repanda* und *Heuchera caulescens* blieb bei Halb- und Vollreife der Gerbstoffgehalt sich gleich.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf saftige Früchte, auf Zwetschen, Äpfel, Birnen und Weintrauben, bei welchen allen man im reifen Zustand keinen erheblichen Gerbstoffgehalt zu vermuten pflegt.

In einer reifen Zwetsche fanden sich die Gefäßbündel begleitet von Reihen langgestreckter Zellen, welche typische Gerbstoffniederschläge ergaben, und zwar teils in Form der bekannten homogenen braunen Massen mit eingesprengten farblosen Vakuolen, teils als braune und farblose Granulationen auf einer spröden hellbraunen Membran, welche fast die ganze Zelle auskleiden kann. Dieselbe stellt wohl die unter dem Einflusse des Reagens erstarrte Wand der gerbstoffhaltigen Vakuole dar. Von der nämlichen spröden Masse findet man viele der riesigen Fruchtfleischzellen ausgekleidet. In anderen Zellen macht sich vielfach eine grünliche Färbung bemerkbar, welche wohl auf eine Reduktion des chromsauren Salzes durch den Zucker der Frucht zurückzuführen ist.

Eine am 13. Juni geerntete Zwetsche enthielt eher weniger Gerbstoff als die reife denn mehr. Starke Reaktion trat nur in den parenchymatischen Elementen der Gefäßbündel auf. Diejenigen der Fruchtfleischzellen, welche überhaupt Gerbstoff führen, reagieren jedenfalls nicht stärker als die entsprechenden Zellen der reifen Zwetsche.

Eine junge Birne vom 13. Juni zeigte in den Parenchymzellen der Gefäßbündel und der Scheide der letzteren homogene Braunfärbung; ebenso in einzelnen, etwas vom Gefäßbündel entfernteren Zellen. Auch die zerstreuten Steinzellen enthalten z. T. tiefbraune Tropfen. Am ärmsten an Gerbstoff ist die dem Kerngehäuse angrenzende Fleischschicht. Eine am 1. August in Kaliumbichromat

gelegte Birne ergab bedeutend mehr Gerbstoff als das jüngere Exemplar. Viele ihrer Zellen erwiesen sich als vollgestopft mit der bekannten homogenen Masse oder mit braunem, körnigem Gerinnsel, während andere, namentlich in der Umgebung des Kerngehäuses gelegene, fast gerbstofffrei waren. Auch eine überreife, ganz weiche und sehr süße Birne vom Oktober ließ keine Gerbstoffabnahme erkennen. Bei ihr besonders zeigte sich die oben erwähnte Grünfärbung vieler Zellen.

Daß der Geschmack des Gerbstoffs in den reifen Früchten nicht hervortritt, hat nichts befremdendes, wenn man daran denkt, daß die Zahl der gerbstoffhaltigen Zellen des Fruchtfleisches doch bedeutend geringer ist als die der zuckerführenden. Außerdem ist das Vermögen des Zuckers, den Geschmack des Gerbstoffs zu verdecken, sehr groß. Etwa die vierfache Menge einer 50-prozentigen Rohrzuckerlösung reicht hin, um einer konzentrierten Gerbsäurelösung die Adstringenz fast ganz zu nehmen.

Ein anderes Verhalten als die bisher besprochenen Früchte zeigten Weinbeeren. Eine ganz junge, wenig über stecknadelkopfgroße Beere gab in der Epidermis nur schwache Gerbstoffreaktion, nämlich Gelbfärbung einer wandständigen Partie des Zellinhaltes. Dieselbe geringe Gerbstoffmenge wiesen zahlreiche Zellen des gesamten Fruchtfleisches auf, welche überall zwischen die gerbstofffreien Zellen eingestreut waren. Starke Gerbstoffreaktion erhielt ich nur in den übrigens auch von gerbstofffreien Zellen durchsetzten, der Epidermis benachbarten Parenchymteilen (opake Erfüllung mit braunen Körnern) und den Epidermen der Samen und Embryonen. Eine etwas ältere Beere, von etwa 5 mm Durchmesser, besaß in den äußeren Parenchymschichten denselben Gerbstoffgehalt, während in den sehr stark gewachsenen Zellen des Inneren nur mehr geringe Mengen jener Substanz zu finden waren. In einer fast reifen Beere endlich war Gerbstoff nur in den äußeren Schichten in anscheinend unveränderter oder eher vergrößerter Menge nachweisbar, und die Innenzellen gaben nur hier und da eine auf Gerbstoffspuren hindeutende Reaktion.

Diese Resultate stimmen mit den Ergebnissen der vorhandenen Analysen überein, welche ebenfalls eine Verminderung des Gerbstoffs beim Heranreifen der Trauben erkennen lassen.

Auch in diesem Falle braucht übrigens von einem Gerbstoffverbrauch nicht die Rede zu sein. Die verschwindende Menge ist

erstlich zu gering, um als Material für die Zuckerbildung angesprochen werden zu können, und dann ist auch hier mit einer eventuellen Wanderung des Gerbstoffs in die während des Heranwachsens ihren Gehalt vergrößernden Samen zu rechnen.

Zusammenfassung.

Als Resultat aller im Vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen über das Verschwinden des Gerbstoffs im Leben der Pflanze ergiebt sich, daß ein solches thatsächlich erfolgt, und zwar sowohl aus Zellen, welche einem baldigem Absterben entgegengehen, als aus solchen, welche eine längere Lebensdauer besitzen. Zu ersteren gehören die jungen Korkzellen, die Zellen des Marks, ein Teil des Rindenparenchyms, die Gefäßinitialen und viele sklerotisierende Zellen; zu letzteren die in meinem ersten Kapitel erwähnten Zellen der Wurzelspitzen von *Triticum* und anderen Pflanzen, und manches Rindenparenchym und Collenchym. Sekundärer und primärer Gerbstoff verhalten sich in Bezug auf die Möglichkeit eines Verschwindens nicht durchweg verschieden. Wesentlich nur in den Gerbstoffschläuchen und verwandten Gebilden geht das sekundäre Auftreten wenigstens eines Teils ihres Gerbstoffs mit seinem ruhenden Verhalten Hand in Hand. Sie entsprechen den Raphidenbehältern wie in der Funktion, so in der frühen Ausbildung. Beide dienen der Pflanze zum Schutze, beide werden schon in der Nähe der Vegetationspunkte ausgebildet und beide behalten den Inhaltsbestandteil, nach welchem sie benannt sind, bis zu ihrem Tode. Auch bezüglich der Entstehungsweise braucht zwischen sekundärem und primärem Gerbstoff kein Unterschied vorhanden zu sein. Die oben nachgewiesene Thatsache, daß Gerbstoff aus Traubenzucker entstehen kann, das zweite Hauptresultat der mitgeteilten Beobachtungen, setzt uns in Stand, auch in dieser Beziehung beide zu vereinigen.

Im allgemeinen entsteht der Gerbstoff, wenn er überhaupt auftritt, eben da, wo ausreichende Materialien zu seiner Bildung vorhanden sind; sei es in Blättern, wo am Lichte Baustoffe neu gebildet werden, sei es an Orten von Neubildungen, wo anderwärts gebildete Baustoffe zusammenströmen. In diesem und vielleicht in diesem einzigen Punkte verhält er sich wie die Stärke, welche sich an denselben Stellen findet wie er und ebenfalls stets dieselbe

ist, mag sie in Blättern am Lichte oder an Vegetationspunkten ausgeschieden werden. Namentlich an Vegetationspunkten stimmt das Auftreten des Gerbstoffs mit dem der transitorischen Stärke überein. Beide Substanzen entstehen ungefähr an der unteren Grenze des Urmeristems, da wo die Zufuhr von Kohlehydraten den Verbrauch übersteigt, und beide verschwinden wieder, während die Zellen in ihren definitiven Zustand übergehen. Hier hört aber die Analogie auf.

Anderwärts gemachte Erfahrungen berechtigen uns zu der Annahme, daß die Stärke bei ihrem Verschwinden wieder als Baustoff in den Stoffwechsel eintritt; für den Gerbstoff aber liegen derartige Erfahrungen bis jetzt nicht vor. Wir wissen, daß er Traubenzucker abspalten kann und von Schimmelpilzen als Nährmaterial benutzt wird, haben ihn aber bei grünen Pflanzen noch nirgends als Baustoff kennen gelernt. Die Angaben von KRAUS und die hier mitgeteilten Versuche mit Dunkelpflanzen und Pflanzen, deren Gerbstoff mit Methylenblau fixiert war, berechtigen eher zu der Behauptung, daß der Gerbstoff die Rolle eines Baustoffes nicht spielt. Er wird bei Neubildungsvorgängen auch im Dunkeln nicht verbraucht, und Wurzelhaare und Wurzelspitzen wachsen normal weiter, wenn man ihnen Gerbstoff durch Fixierung desselben mit Methylenblau entzieht.

Andererseits kann auch nicht als bewiesen angenommen werden, daß der Gerbstoff nur Exkret im Sinne von KRAUS (s. p. 13) sei. STAHL hat gezeigt, daß er häufig die Rolle eines Schutzmittels gegen Tierfraß spielt, und einer solchen Funktion würde es nicht widersprechen, wenn er von einem Orte, wo er in dieser Eigenschaft überflüssig geworden ist, weggeführt würde, um anderwärts wieder aufzutreten. Es wäre das ein Zug der Sparsamkeit der Pflanze, welche dem Physiologen ja oft genug entgegentritt. Warum sollte der die zarten Vegetationspunkte der Wurzel und Stengel schützende Gerbstoff nicht mit diesen vorwärts schreiten, indem er die älter werdenden Zellen verläßt, welche z. T. dem Absterben anheimfallen, z. T. andere Schutzmittel erwerben.

Vorläufig bleiben indes doch zu viele Details der Gerbstoffverteilung von diesem Gesichtspunkte aus unverständlich, als daß unter ihn jedes Gerbstoffvorkommnis ohne weiteres subsumiert werden könnte. Ich erinnere nur an das erneute Auftreten von Gerbstoff in den älteren Teilen der Wurzeln von *Cynoglossum* und

Triticum in Zellen, welche der in der Spitze gebildete Gerbstoff verlassen hat. Ähnliches berichtet Horn (l. c.) von Compositenstengeln, bei welchen in den älteren Internodien in dem vorher sehr gerbstoffarm gewordenen Rindenparenchym wieder Gerbstoff auftritt, gleichzeitig mit dem Wiederbeginn von Zellteilungen.

Einstweilen wird man sich daher an dem Geständnis genügen lassen müssen, daß für unter den Kollektivnamen Gerbstoff fallende Körper eine wichtige biologische Funktion nachgewiesen ist, vermutlich vorhandene physiologische Leistungen solcher Körper aber noch ganz in Dunkel gehüllt sind. Der weitere Fortschritt wird vor allem von der genaueren chemischen Charakterisierung und Unterscheidung der hier behandelten Stoffe abhängen.

Beitrag zur Kenntnis der Polynoïden von Spitzbergen.

Von

Hermann Trautzsch.

Hierzu Taf. II und III.

Als Herr Dr. W. Kükenthal von seiner Reise nach Spitzbergen, die derselbe zum Zwecke faunistischer Untersuchungen dahin unternommen hatte, zurückgekehrt war, hatte er die Güte, mir die Gruppe der Polynoïden zur systematischen und weiterhin auch zur anatomischen und histologischen Bearbeitung zu überlassen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle sowohl ihm, als den Herren Professoren Dr. A. Lang-Jena, Levinsen-Kopenhagen und Dr. E. v. Marenzeller-Wien, für ihre freundliche Unterstützung und die guten Ratschläge, sowie für die reiche Anregung, die ich von ihnen während der Bearbeitung empfangen, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

In Nachfolgendem will ich zunächst die Resultate darlegen, welche sich bei der systematischen Untersuchung des gefangenen Materials ergaben. Im Anschluß daran werde ich die Ergebnisse mitteilen, die sich bei einer genaueren Untersuchung des Nephridialsystemes*) sowohl hinsichtlich der morphologischen als physiologischen Verhältnisse herausgestellt haben.

---

*) Ich acceptiere den Namen „Nephridium" als Terminus technicus an Stelle des bisher eingebürgerten „Segmentalorgan" und folge da-

Dieses System habe ich gerade deshalb ausgewählt, weil auffälligerweise bei Polynoïden so gut wie gar nichts darüber bekannt ist. Bei der hohen Bedeutung, welche die Kenntnis dieses Systems besonders durch die letzten Arbeiten von H. EISIG [1] und EDUARD MEYER [16] erlangt hat, wird es nicht zwecklos erscheinen, ihm auch bei Polynoïden eine eingehende Untersuchung zu widmen, um so mehr, als selbst das darüber Bekannte oft der Berichtigung bedarf.

Bevor ich jedoch die gewonnenen systematischen Ergebnisse darlege, kann ich es nicht umgehen, vorher die systematische Litteratur zu streifen, welche über die Gruppe der Polynoïden vorhanden ist, da ich dadurch den Standpunkt rechtfertigen möchte, welchen ich bei der Ausführung der Bestimmungen festgehalten habe.

Besonders in zwei Richtungen wurde die systematische Einordnung erschwert. Daran ist erstens der Umstand schuld, daß die systematischen Angaben in einer sehr umfangreichen Litteratur zerstreut sind, welche den verschiedensten Sprachen angehört. Dabei haben die einzelnen Forscher die vorhandenen Diagnosen oft nicht angenommen, und, je nachdem der eine oder der andere einzelnen Unterschieden größere oder geringere Bedeutung beimaß, wechselt die Zahl der Arten und Gattungen. So ist auch eine immer wachsende Zahl von Gattungen entstanden. Daraus erwuchs das zweite erschwerende Moment, daß eine Einigkeit in der Nomenklatur absolut nicht vorhanden ist, so daß gegenwärtig fast jeder Forscher auf dem Gebiete der Polynoïden seine eigene Nomenklatur besitzt und verteidigt.

Schon CLAPARÈDE [3] zeiht DE QUATREFAGES [4] der Konfusion,

---

mit einem Vorschlage H. EISIG's [1], welcher ihn von E. RAY LANKESTER [2] übernommen hat. Auch die von ihm angenommenen Ausdrücke „haemal", „neural" anstatt „dorsal" bez. „ventral" u. s. w. werde ich benutzen.

1) EISIG, H., „Monographie der Capitelliden", in: „Fauna und Flora des Golfes von Neapel". Bd. 16. 1887.

2) LANKESTER, E. RAY, „Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers." In: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 17. 1887.

3) CLAPARÈDE, Édouard, „Les annélides chaetopodes du Golfe de Naples". Genève et Bâle. 1868.

4) DE QUATREFAGES, M. A., „Histoire naturelle des annélés marins et d'eau douce". Paris 1865.

welche derselbe durch Vertauschung der beiden genera: „Polynoë“ und „Lepidonotus“ angerichtet habe. Aber auch jetzt noch herrscht große Verschiedenheit in den Meinungen der Annelidenforscher über die Abgrenzung der genera innerhalb der Familie der Polynoïden.

So teilten ÖRSTED[5] und LEACH das genus Polynoë (SAVIGNY[6]) in zwei; bei KINBERG entstanden daraus sechs. Gegen diese Spaltung wandte sich schon SARS, welchem sich CLAPARÈDE anschloß.

Dieser ausgezeichnete Forscher und Kenner der Anneliden läßt sich über KINBERG's Einteilungsgründe (op. cit. 4. p. 61—63) folgendermaßen aus:

„Bon nombre d'espèces que M. KINBERG n'a point étudiés, peuvent aussi bien se placer dans l'un de ses genres que dans l'autre, à moins qu'on ne préfère créer pour elles des genres intermédiaires. Adopter les genres de M. KINBERG, c'est donc en même temps reconnaître la necessité d'établir des coupes génériques nouvelles pour la plupart des espèces à découvrir.“

Als MALMGREN[7] die Zahl der genera auf zwanzig erweitert hatte, schrieb CLAPARÈDE darüber:

„Si les mêmes règles de classification étaient appliquées aux autres familles d'Annélides, le nombre des genres s'élèverait bientôt à quelques milliers.“

KALLENBACH[8] läßt sich in dieser Hinsicht folgendermaßen aus:

„So bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß die genera MALMGREN's, wenn man sie überhaupt gelten lassen will, höchstens den Wert von subgenera haben, besser jedoch ganz fallen gelassen werden“ (s. pag. 68). Der Autor ist aber noch weiter gegangen, ja sogar so weit, daß er mit der Verminderung der genera noch

5) ÖRSTED, a) Grönländ. Annulata dorsibranchiata.
„ b) Annul. Danic. conspectus.

6) SAVIGNY, JUL. CÉS., „Système des annélides, principalement de celles de l'Egypte et de la Syrie“, in „Description de l'Egypte“. Tom. 21. 1826. pag. 327—472. Im Auszug zu finden in: „Isis“ von OKEN. 1832.

7) MALMGREN, A. J., „Nordíska Hafs-Annulater“. In: Öfersigt af kongl. Vetenskaps-Academiens Förhandlingar. XXII. 1865. XXIV. 1867. Stockholm 1866/68.

8) KALLENBACH, E., „Ueber Polynoë cirrata, O. FR. MLLR.“ Ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna der Kieler Bucht. Inaugural-Dissertation. Eisenach 1883.

nicht zufrieden zu sein scheint; denn er faßt diese alle unter dem einzigen Namen „Polynoë cirrata O. Fr. Mllr." zusammen.

Die Untersuchung von circa 1000 Exemplaren von Polynoë hat mich jedoch zu der Ansicht gebracht, daß die mannigfachen Unterschiede, wenn nicht die genera Malmgren's, so doch subgenera begründen.

Ein endgiltiges Urteil und die Berechtigung, in der Systematik der Polynoïden reformatorisch zu wirken, wird einzig und allein einem Monographen der Gruppe zugestanden werden können.

Auch Grube[9], der sich bemüht hat, ganze genera zusammenzuziehen, hat es bei seinen Zusammenstellungen doch nicht für geraten gehalten, alle Namen Kinberg's und Malmgren's auszumerzen.

In neuester Zeit hat sich besonders Levinsen[10] um die Systematik der Polynoïden verdient gemacht durch seine systematisch-geographische Übersicht über die nordischen Anneliden. Er zeigt, daß die Beschreibung, welche Savigny[6] vom genus Polynoë giebt, nur auf Polynoë scolopendrina paßt. Er läßt auch die genera Malmgren's[7] „Evarne, Antinoë, Laenilla, Eunoë und Parmenis" fallen und gründet die Klassifikation auf Körperteile, welche einer Verletzung oder Abnutzung (wie dies bei den Bauchborsten der Polynoïden in hervorragender Weise der Fall ist) wenig ausgesetzt sind. Hierzu wählt er mit glücklichem Griff die Rückenborsten — doch reicht dieses Moment bei der Bestimmung der Arten nicht aus, und er sieht sich genötigt auch leicht verletzbare Teile (Elytren, Bauchborsten) mit heranzuziehen.

Darauf verzichte ich vollständig, eine eingehende Kritik der Systematik Malmgren's zu geben; ich kann hier nur auf die Bemerkungen hinweisen, welche Levinsen[10] in dieser Richtung gegeben hat.

Da das Material, welches mir zur Bestimmung vorlag, aus dem äußersten Norden stammt, sah ich mich darauf angewiesen, besonders die systematischen Arbeiten der nordischen Forscher in Betracht zu ziehen. Bald stellte es sich heraus, daß die vorhandenen Formen in die genera Malmgren's paßten, welche auch

9) Grube, E., „Bemerkungen über die Familie der Aphroditeen". Im 53. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur. 1875. Breslau. (pag. 46—69).

10) Levinsen, G. M. R., „Systematik-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata etc.", in: Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Foren. i Kjøbenhavn. 1885.

LEVINSEN[10] gelten läßt. Deshalb habe ich meinen Bestimmungen die systematische Übersicht des dänischen Forschers zu Grunde gelegt, jedoch überall die übrigen Autoren, besonders MALMGREN's „Nordíska Hafs-Annulater" vergleichend zu Rate gezogen.

Eine Form ließ sich in das System LEVINSEN's nicht einreihen. Weil dieselbe aber vollkommen mit einer Beschreibung MALMGREN's übereinstimmte, welche ersterer unberücksichtigt gelassen hat, habe ich für dieselbe die Namengebung MALMGREN's angenommen (Eucranta villosa).

Das vorhandene Material stammt sämtlich aus der Gegend des „Eissundes" von Spitzbergen und wurde in der Zeit vom 20. Juni bis 26. August 1886 gefangen. Zum „Dredgen" wurden Schleppnetze von verschiedener Länge benutzt; die meisten Polynoïden wurden mittelst eines Netzes gefangen, welches zur Jagd auf Weißwale benutzt wurde und eine Länge von 600 m besaß:

Die Ausbeute zeigte folgendes Resultat:

7 Arten des genus Harmothoë (MALMGREN) LEVINSEN:

1. Harmothoë imbricata LEV., pag. 194/37; MALMGREN[7], pag. 66 u. 71. 1865.
   = Harmothoë impar (JOHNSTON).
   = Polynoë imbricata (GRUBE)[9].
   = Polynoë cirrata (MÜLLER).
2. Harmothoë villosa LEV., pag. 193/36; MALMGREN[7], pag. 79—80. 1865.
3. Harmothoë badia LEV., pag. 192/35; H. J. THÉEL[11], S. V. A. H. 16. 1878. pag. 18.
4. Harmothoë glabra LEV., pag 193/36; MALMGREN[7], 1865. pag. 73.
5. Harmothoë aspera LEV., pag. 193/36.
   = Polynoë aspera G. A. HANSEN[12, 13], N. M. f. N. Bd. 24. 1879. pag. 1.

11) THÉEL, H. J., „Les Annélides polychaetes de mers de la Nouvelle-Zemble". 1878. In: „Kongl. svenska Vetenskaps-Academ. Handlingar. Bd. 16. No. 3. Stockholm 1879.

12) HANSEN, G. ARMAUER, „Annelida", in: „Nyt Magasin for Naturvidensk. Bd. 24 og 25. 1879/80.

13) HANSEN, G. ARMAUER, „Annelida", Christiania, in: „Norske Nordhavs Expedition". Zoology. 1876/78.

6. Harmothoë rarispina LEV., pag. 192/35; MALMGREN[7], 1865. pag. 65 nennt sie: „Lagisca rarispina".
= Lagisca rarispina GRUBE[9].
7. Harmothoë vittata n. spec.

2 Arten vom genus Nychia (MALMGREN):
8. Nychia globifera LEV., pag. 195/38; SARS[14], pag. 95.
9. Nychia cirrosa LEV., pag. 195/38; PALLAS. MALMGREN[7], 1865. pag. 57—58.

1 Art vom genus Eucranta (MALMGREN):
10. Eucranta villosa MALMGREN[7], pag. 79—80. 1865.

1 Art vom genus Enipo (MALMGREN):
11. Enipo Torelli LEVINSEN, pag. 196/39.
= Nemidia Torelli MALMGREN[7], 1865. pag. 84. ARMAUER HANSEN[12, 13], 1880. pag. 226.

---

1. Harmothoë imbricata.

LEVINSEN[10], pag. 194/37. MALMGREN[7], 1865. pag. 66 u. 71.
= Harmothoë impar (JOHNSTON).
= Polynoë imbricata (GRUBE)[9].
= Polynoë cirrata (MÜLLER).

Diese Form ist wohl die häufigste und am weitesten verbreitete in den nordischen Meeren; sie wurde auch bei Spitzbergen in den verschiedensten Tiefen und auf dem verschiedensten Grunde gefunden.

So wurde sie gefangen am 25. Juni in einer Tiefe von 40 m auf lehmigem Boden mit losen Steinen, am 28. Juni 100 m tief und am 20. Juli 10 m tief auf Steinboden, am 21. Juli in 50 m Tiefe auf „Mudder" und zwischen Steinen und Tangen; am 31. Juli in 120 und 160 m Tiefe auf Mudder, und am 26. August 10 m tief.

Harmothoë imbricata bildet einen großen Teil des vorliegenden Materials.

So übereinstimmend sich die Diagnose bezüglich der Gattung Harmothoë erwies (abgesehen von einem Exemplare, welches seine

---

14) SARS, M., Forh. Vid. Selsk. Christiania 1872.

besondere Besprechung finden wird), ebenso schwankend stellten sich die Unterschiede heraus, welche die Bestimmung der Art vermitteln sollten. Sie erschienen oft nicht genügend, um die Art so scharf und sicher von allen ihren Verwandten abzugrenzen, als es zu wünschen wäre.

Besonders auffallend fand ich den Umstand, daß Harmothoë imbricata von der zunächst zu besprechenden Villosaform oft kaum zu unterscheiden war, so daß eine Entscheidung über die Einordnung in die eine oder die andere Art nur dadurch möglich wurde, daß man in dem größeren Hinneigen zu der einen Form das bestimmende Moment annehmen muß.

Ein Vergleich beider Diagnosen dürfte diese Schwierigkeiten klar zu Tage treten lassen.

Harmothoë imbricata und Harmothoë villosa stimmen in folgenden sieben Punkten überein (s. Levinsen[10] pag. 187/188 und 193/194):

1. Sie tragen mehr als 12 Paar Elytren.
2. Die Elytren decken die ganze Breite des Rückens.
3. Alle Ringe sind von Elytren bedeckt.
4. Vorhanden sind 15—16 Paar Elytren (bei jüngeren Exemplaren 13—14).
5. Unpaarer Fühler (= medianer Tentakel) vorhanden.
6. Die Rückenborsten sind dicker als die Bauchborsten, mit Querreihen von Dornen besetzt, ziemlich breit, schwertförmig, fast gerade oder nur schwach gebogen
7. Alle oder ein großer Teil der Bauchborsten mit zweispaltiger Spitze oder mit einem Zahn unter derselben.

Nun die Unterschiede: die Villosaform hat Elytren, welche mit langen Cilien am Rand und auf der Oberfläche besetzt sind. Das Ende der Bauchborsten ist tief in zwei Spitzen gespalten (s. Fig. 19). Dagegen hat die Imbricataform entweder gar keine oder nur kurze und zerstreute Cilien an den Elytren. Die Bauchborsten haben alle oder fast alle einen Zahn unter der Spitze; die Zähne sind kurz oder mittellang, die Borsten an ihren Enden gebogen und mit Querreihen von schmalen Dornen besetzt.

Wie gering diese Unterschiede sind, und welch schwache Anhaltspunkte sie bei der Bestimmung gewähren können, kommt einem aber erst recht zum Bewußtsein, wenn man bedenkt, daß dabei Anhänge des Körpers benutzt werden, welche einem Verlust durch Abstreifung oder Abnutzung um so mehr ausgesetzt sind, als

sie gerade die am weitesten vorstehenden sind. Ganz mit Recht hat darum KALLENBACH[8] auf dieses Moment aufmerkam gemacht, wenn ich auch nicht zugebe, daß ihn diese Beobachtung zu so weit gehenden Folgerungen berechtigte, wie er sie hinsichtlich der Beurteilung der MALMGREN'schen genera gezogen hat.

So brauchen ja nur die langen Cilien bei Harmothoë villosa teilweise abgestreift, oder, was von größerer Bedeutung ist, die eine der beiden Spitzen an den Bauchborsten etwas abgeschliffen zu werden, so stimmt die Form mit der Diagnose von Harmothoë imbricata überein.

In der That fanden sich auch Exemplare, die nach ihren Elytren als Harmothoë imbricata angesprochen werden mußten, bei denen sich jedoch deutlich gespaltene Spitzen an den Bauchborsten zeigten. Umgekehrt waren aber auch Exemplare vorhanden, die nach dem dichten Besatz der Elytren mit Cilien (einem von allen Autoren gebrauchten Namen, den ich aber als ganz und gar unzutreffend bezeichnen muß) (s. Fig. II. 2) als zu Harmothoë villosa gehörig hätten bezeichnet werden sollen, und doch gehörten sie nach der Form ihrer Bauchborsten zu H. imbricata. Außerdem traten noch eine Menge Zwischenformen auf, welche Übergänge zwischen den beiden Arten „villosa" und „imbricata" darstellten. Daß ich mich bei der Entscheidung, ob es sich um Harmothoë villosa, oder um H. imbricata handele, hauptsächlich an die Borstenform gehalten habe, dürfte um so mehr als berechtigt anerkannt werden, als es leicht einzusehen ist, welch geringen Wert die Anhänge der Elytren für die Bestimmung besitzen.

Bei den Bestimmungen bin ich zu der Ansicht gelangt, daß beide nur Varietäten einer und derselben Art seien. (Ich würde der Anciennität halber Harmothoë imbricata behalten.) Doch ich hielt mich nicht für berechtigt, beide zu verschmelzen, so wahrscheinlich mir auch die Übereinstimmung geworden ist. Ich werde deshalb die beiden Namen im Sinne LEVINSEN's beibehalten, wenn ich auch ihre Geltung nur für die extremsten Formen anerkennen kann.

Anfangs glaubte ich in der Form der Nephridialpapillen (= Ventralpapillen, GRUBE[9]) einen merklichen Unterschied konstatieren zu können, da deren relative Länge verschieden war. Das Verhältnis der Länge zur Dicke stellte sich bei der Villosaform als 4:1, bei der Imbricataform als 3:1 heraus. Doch fanden sich auch in dieser Hinsicht Schwankungen sowohl an den einzelnen Exemplaren, als innerhalb der Art, so daß ich darauf verzichten mußte,

dieses Verhältnis als Speciesunterschied anzusprechen; auch bestärkt mich darin die Beobachtung, daß diese Papillen zurückziehbare Organe sind, also im einzelnen Falle kürzer oder länger erscheinen können.

Wie ich schon oben erwähnt, fand sich unter dem Material von Harmothoë imbricata ein Exemplar, welches gar nicht in das genus zu passen schien.

Die Stellung der Elytren war nämlich eine vollständig andere, als in der Genusdiagnose unter No. 3 angegeben ist. Die Elytren deckten nicht die ganze Breite des Rückens, sondern sie liessen an den hinteren zwei Dritteln des Körpers zwischen sich in der Mitte einen Streifen des Rückens frei, der ungefähr ein Drittel von der Breite desselben betrug.

Dasselbe Verhältnis findet bei dem genus „Melaenis" (MALMGREN [7], 1865, pag. 78, THÉEL [11], pag. 22) statt, sowie bei „Hermadion" (M. SARS [14], pag. 96). Doch die Form der Borsten wies auf Harmothoë, auch waren so grosse Abweichungen von Melaenis und Hermadion vorhanden, daß das Exemplar dazu nicht gestellt werden konnte; deshalb ordnete ich dasselbe unter Harmothoë ein. Das Auseinanderrücken der Elytren läßt sich durch eine geringere Ausbildung derselben erklären. Verschiedene Beobachtungen wiesen mich auch darauf hin, daß abgestoßene oder abgerissene Elytren nachwachsen, die Größe der älteren jedoch nicht erreichen. Dies veranlaßt mich, das Auseinanderrücken als nebensächlich aufzufassen.

Auf eine Beobachtung muß ich jedoch noch hinweisen, ehe ich diese species verlassen kann. KALLENBACH [8], pag. 9, behauptet, daß die Färbung des Rückens eine sehr verschiedene, immer aber an die Elytren gebunden sei. Die Färbung der Elytren ist allerdings immer mehr oder weniger verschieden, die der darunterliegenden Rückenhaut war aber bei allen von mir untersuchten Exemplaren dieselbe und bot dem Auge eine ganz charakteristische Zeichnung, welche bei Harmothoë villosa vollkommen dieselbe ist.

Das vordere, sowie das hintere Drittel jedes Segmentes ist durch eine dunkle (grauschwarze) Querbinde ausgezeichnet; das zwischen diesen beiden gelegene Band ist von hellerer Färbung (meist gelb oder gelbbraun) und trägt jederseits von der Mittellinie einen dunkleren Fleck (ebenfalls grauschwarz), welcher allmählich in die hellere Färbung des Mittelbandes übergeht.

2. Harmothoë villosa.

LEVINSEN [10], pag. 193/36. MALMGREN [7] 1865. pag. 79—80.

Da in den Untersuchungen über Harmothoë imbricata die vergleichenden Betrachtungen bereits ihre Stätte gefunden haben, kann ich mich hier damit begnügen, auf einige Einzelheiten aufmerksam zu machen. Es fand sich nämlich ein Exemplar, welches der Diagnose widersprechend fast ganz glattrandige Elytren trug (die zahlreichen Fäden an den Elytren bilden einen Hauptunterschied gegenüber H. imbricata). Mir scheint gerade dies auch ein Umstand zu sein, welcher meiner Vermutung zustimmt, daß H. villosa und H. imbricata nur Varietäten einer und derselben Art sind. Dafür scheint mir außerdem zu sprechen, daß beide Formen immer in guter Nachbarschaft nebeneinander leben, in derselben Tiefe und auf demselben Boden wohnen. Eine Vergleichung der nachstehenden Fundorte mit denjenigen von Harmothoë imbricata wird dies bestätigen.

Fundorte: am 28. Juni, in 100 m Tiefe, auf steinigem Boden
am 8. Juli, in 175 m Tiefe „ „ „
am 20. Juli, in 10 m Tiefe „ „ „
am 21. Juli, in 85 m Tiefe auf Mudder,
sowie in 50 m Tiefe auf Mudder und in 3 und 4 m Tiefe zwischen Steinen und Tangen.

Hinsichtlich der Elytren muß ich noch bemerken, daß verschiedene Exemplare an denselben Knoten und knopfartige Anhänge aufweisen, (s. Zeichnung II. 1 u. 2), welche mich fast verleitet hätten, Harmothoë nodosa (LEVINSEN, pag. 193/36) zu konstatieren, doch gab die Form der Bauchborsten entschieden den Ausschlag für Harmothoë villosa.

3. Harmothoë badia.

LEVINSEN [10], pag. 192/35. H. J. THÉEL [11], S. V. A. H. 16. 1878. pag. 18.

Diese Form von Harmothoë findet sich neben den schon besprochenen ziemlich häufig, doch scheint sie die großen Tiefen nicht erreichen zu können, in denen jene vorkommen.

Fundorte: am 28. Juni in 100 m Tiefe auf steinigem Boden
am 29. Juni in 80 m Tiefe auf Lehmboden mit Steinen
am 5. Juli in 10 m „ „ „ „ „
am 21. Juli in 3 u. 4 m „ „ „ „ „
am 21. Juli in 85 m „ auf Stein und Mudder.

Da die vorhandenen Exemplare von der Diagnose Théel's [11] nicht im geringsten abweichen, kann ich auf weitere Darlegungen verzichten; nur muß ich noch darauf hinweisen, daß die Nephridialpapillen insofern ein eigenthümliches Verhalten zeigen, als sie beinahe fadenförmige Gebilde darstellen, so daß oft das Verhältnis der Länge zur Dicke gleich 6:1 wird, in einzelnen Fällen sogar darüber hinausgeht.

4. Harmothoë glabra.

Levinsen [10], pag. 193/36. Malmgren [7], 1865. pag. 73.

Von dieser Art fanden sich drei Exemplare, welche sämtlich am 20. Juli in 10 m. Tiefe zwischen Steinen und Tangen gefangen wurden. Dieselben weichen von der Diagnose Malmgren's durchaus nicht ab. Daß diese Art nur in so geringer Tiefe und nur an einem Tage in das Netz geriet, scheint mir dafür zu sprechen, daß es überhaupt eine seltene Form auf Spitzbergen ist.

5. Harmothoë aspera.

Levinsen [10], pag. 193/36 = Polynoë aspera, A. Hansen [12], [13].

Da es mir fraglich erschien, ob die von Théel [11]), pag. 10 beschriebene Form dieselbe sei, acceptiere ich für dieselbe den Namen A. Hansen's, mit der Abänderung Levinsen's „Harmothoë". Das einzige Exemplar entspricht der Beschreibung beider Forscher vollkommen, selbst der Besatz der Elytren mit den eigenartigen Dornen, wie sie A. Hansen abgebildet hat, ist vorhanden, ich verweise deshalb auf seine Beschreibung.

Fundort: am 26. August, in 10 m Tiefe.

6. Harmothoë rarispina.

Levinsen [10], pag. 192/35 = Lagisca rarispina, Malmgren, 1865. pag. 65 = Lagisca rarispina, Grube [9].

Das einzige vorliegende Exemplar, gefangen am 26. August in 10 m Tiefe, ist eine typische „Lagisca rarispina", Malmgren; ich habe den von Levinsen eingeführten Namen vorgezogen, nachdem ich den Standpunkt dieses Forschers als gerechtfertigt anerkannt habe, einzelne subgenera Malmgren's unter den gemeinsamen Namen „Harmothoë" zu vereinigen, obgleich ich gestehen muß, daß mir das genus „Lagisca" eine größere Selbständigkeit zu besitzen scheint als andere, Antinoë, Eunoë, Laenilla etc., mit Harmothoë verschmolzene.

7. Harmothoë vittata nov. species.

Fundort: 20. Juli, 10 m Tiefe, zwischen Steinen und Tangen. 1 Exemplar.

Beschreibung.

Von der Rückenseite betrachtet, zeigt das Tier eine braune Färbung, welche hier zunächst an die Elytren gebunden ist, von denen 15 Paare, sich dachziegelartig überdeckend, dem Tiere zum Schutze gereichen. Dieses Überdecken geschieht dergestalt, daß immer der Hinterrand der vorderen den Vorderrand der nächstfolgenden Schuppe überragt. Jede Schuppe zeigt in ihrer Mitte in der Nähe der Anheftungsstelle an den Elytrenträger einen schwarzen Fleck.

Der Körper ist 20 mm lang und vorn 5,5 mm breit; nach hinten zu wird derselbe sanft schmäler. Zu beiden Seiten ragen unter den Elytren die Borsten der Parapodien hervor, und die Rückencirrhen derjenigen Segmente, welche keine Elytren tragen, legen sich, nach hinten gerichtet, zwischen denselben hindurch auf den Rücken des Tieres. Am Aftersegment treten zwei lange Cirrhen auf, welche steif nach hinten gerichtet sind.

Hebt man die Elytren ab, so tritt darunter die Rückenhaut mit ihrer eigenartigen Färbung hervor. Von vorn nach hinten verläuft in der Medianlinie ein schmales hellbraunes Band. Zu dessen Seiten ziehen sich (jederseits eins) zwei breite, dunkelrotbraune Bänder hin, die wiederum von breiten, hellgelben Bändern begrenzt werden, so daß also fünf Längsbänder vom Kopfstück zum Afterstück verlaufen, welche dem Rücken seine charakteristische Färbung verleihen.

Von der Bauchseite gesehen, zeigt sich dem Auge deutlich die Gliederung in Segmente, deren man 35 zählt; dieselben sind durch Querrinnen voneinander abgesetzt und tragen jederseits ein Ruder mit einem hämalen und einem neuralen Ast, ausgenommen die beiden vordersten und das Aftersegment. Die Färbung der Bauchseite ist gelblich-weiß und ein wenig schillernd. Hinter dem Mundsegment (2.) beginnt beiderseits je eine Rinne, welche sich bis zum Afterstück zieht; durch dieselben erscheint die Bauchseite in drei Streifen zerlegt, von denen der mittlere den Verlauf des Bauchmarkes, die beiden äußeren den Verlauf der beiden neuralen Längsmuskelstränge markieren.

Hebt man die beiden vordersten Elytrenpaare ab, so wird das

Kopfstück sichtbar. Dasselbe besteht aus zwei fast halbkreisförmigen, gelbbraunen Lappen (s. Zeichnung II. 3), die nach vorn in stumpfe, gebräunte Spitzen ausgezogen sind. An ihrem hinteren Rande tragen dieselben zwei dunkle, blauschwarze Augen, welche lebhaft irisieren, in der Mitte des Außenrandes befindet sich jederseits ein Auge des vorderen Augenpaares.

Zwischen den vorn auseinanderweichenden Kopflappen tritt der mediane Tentakel (unpaarer Fühler) hervor; derselbe ist in einem konischen, vorwärts gerichteten Vorsprung eingelenkt, welcher mit zahlreichen Querfalten versehen ist. Der mediane Tentakel ist etwa 3 mm lang, am Ursprung violett, sanft gelblichweiß gefärbt. Seine Form ist cylindrisch, am vorderen Drittel schwillt er etwas an, um dann sich rasch verjüngend in eine feine Spitze auszulaufen. Die Anschwellung zeigt einen dunkleren Ring. Auf seiner ganzen Oberfläche ist der Tentakel mit feinen Spitzchen und Kölbchen besetzt. Jederseits steht einer der kleinen, nur 0,35 mm langen, kegelförmigen, paarigen Fühler. Auf sie folgen nach außen hin die stark entwickelten, 4,5 mm langen, gelblichweißen Palpen, welche die Form eines Elephantenstoßzahnes haben und auf ihrer ganzen Oberfläche mit Querreihen ziemlich starker Spitzchen besetzt sind. Die sonst bei allen Harmothoëarten auftretenden zwei Borsten, welche sich jederseits zwischen den paarigen Fühlern und den Palpen befinden, habe ich bei dieser Form nicht auffinden können.

Das auf den Kopflappen folgende (2.) Mundsegment trägt nach vorn gerichtet auf cylindrischem Polster jederseits ein Paar Fühlercirrhen, von Bau und Bildung des medianen Tentakels; doch sind dieselben nur 2 mm lang, und das äußerste Paar ist noch etwas kürzer.

Zu beiden Seiten der Mundöffnung, resp. der äußeren Mündung des eingestülpten Rüssels findet sich je ein kurzer Cirrhus (Cirrus buccalis, Kinberg — homolog den Bauchcirrhen der folgenden Segmente).

Den Rücken decken, wie schon erwähnt, 15 Paar Elytren. Angeordnet sind dieselben wie bei allen Harmothoëarten auf dem: 2., 4., 5., 7., 9., 11., 13., 15., 17., 19., 21., 23., 26., 29., 32. Segmente.

Die Elytren sind flache, ovale Schuppen (die vordersten beiden Paare nierenförmig), von rotbrauner Farbe mit einem dunklen Fleck in der Mitte. Am äußeren Rande finden sich zahlreiche eigentümlich geformte Dornen über die Oberfläche verstreut. Mit einer ziemlich schmalen, kreisförmigen Basis (s. Zeichnung II, 4)

der Oberfläche aufsitzend, verjüngen sich diese Dornen trichterförmig, wie die von Harmothoë aspera (HANSEN [12, 13]), dann aber sich wieder verdickend, endigen sie in 5 Spitzen (manchmal 6), deren eine in der Richtung der Hauptachse des Dornes, die anderen in einer zu dieser senkrecht gelegenen Ebene sich erstrecken, so daß ein solcher Dorn der Spitze einer Hellebarde nicht unähnlich sieht. Die Dornen bestehen aus einer rotbraunen, durchscheinenden Masse.

An den Segmenten, welche keine Elytren tragen, finden sich als diesen homologe*) Gebilde die Rückencirrhen. Dies sind Organe, welche in Form und Farbe den Fühlercirrhen des zweiten Segmentes entsprechen; sie sind 4—5 mm lang und entschieden nervöser Natur. (Ein Längsnerv durchzieht sie, auch scheint mir der Besatz mit feinen Spitzchen und Kölbchen darauf hinzudeuten.) An ihrer Ursprungsstelle sind sie auf einem cylindrischen Polster eingelenkt.

Die Parapodien bestehen aus einem hämalen, kürzeren und einem neuralen, längeren Ast; beide tragen Borsten und letzterer noch einen schräg nach außen, unten und hinten gerichteten Bauchcirrhus. (Das Afterstück besitzt keine Parapodien.)

Der Bauchcirrhus erscheint vollkommen glatt und findet seine Einlenkung an einer hügelartig vorspringenden Papille.

Die Borsten des hämalen Astes sind breiter als die des neuralen; sie sind ein wenig gebogen und tragen Querreihen von Zähnchen (typ. Harmothoë). Die dünneren Bauchborsten endigen spießförmig, die konvexe Seite derselben ist mit einfachen Zähnchen besetzt. Das Afterstück als letztes Segment zeigt hämal die Mündung des Darmkanals; ihm fehlen die Parapodien und Borsten. Die Rückencirrhen sind hier durch zwei starke, 6 mm lange Cirrhen vertreten, welche in Form und Anhängen den Fühler- und Rückencirrhen vollkommen entsprechen.

Die Form der Bauchborsten unterscheidet das eben beschriebene Exemplar von Harmothoë glabra und H. aspera, die Anhänge und besonders die der Elytren von Harmothoë badia und H. Sarsi,

---

*) Die Rückencirrhen fasse ich als den Elytren homolog auf, weil alle Segmente bei Harmothoëarten, welche keine Elytren tragen (exklus. Kopf- und Afterstück), solche an deren Stelle besitzen, weil auch bei allen anderen Polynoïden diejenigen Segmente, welche elytrenfrei sind, an deren Stelle stets ein Rückencirrhus steht. (Ebenso glaube ich die Aftercirrhen als denselben homolog auffassen zu dürfen.)

denen sie nach ihrer Borstenform am nächsten steht. Die eigenartige Zeichnung des Rückens giebt aber einen durchgreifenden Unterschied gegenüber allen anderen Harmothoëarten, deshalb habe ich ihr den Namen „Harmothoë vittata“ gegeben und stelle sie der Form ihrer Borsten gemäß in die Gesellschaft von Harmothoë badia und H. Sarsi (Kinberg). Malmgren [7], 1865. pag. 75. Levinsen, pag. 192/35. Théel [11], pag. 16. (Zeichnung III und VI.)

Genus **Nychia.**

Von diesem genus fanden sich fünf Exemplare, von denen sich zwei als der species:

8. **Nychia globifera** (Sars).

Levinsen, pag. 195/38.

und drei der species:

9. **Nychia cirrosa.**

Levinsen [10], pag. 195/38. Pallas. Malmgren [7], 1865. pag. 57/58. zugehörig erwiesen.

Eine Abweichung von den früheren Beschreibungen ließ sich an keinem Exemplare konstatieren, ich beschränke mich deshalb auf die Angabe der Fundorte:

die beiden Nychia globifera wurden am 20. Juli und 26. August in 10 m Tiefe zwischen Steinen und Tangen gefangen;

die drei Nychia cirrosa am 5. Juli in 80 m Tiefe auf Lehmboden und Steinen.

Genus **Eucranta.**

10. **Eucranta villosa.**

Malmgren [7], 1885. pag. 79—80.

Diese Art wurde in einem Exemplar am 20. Juli in einer Tiefe von 10 m zwischen Steinen und Tangen gefangen.

Ich führe diese Form unter dem Namen an, welchen Malmgren der Gattung und Art gegeben hat, da dessen Beschreibung vollkommen darauf paßt. Bei Levinsen habe ich vergebens nach einer Diagnose gesucht, die zutreffend gewesen wäre, und ich glaube hier um so mehr Malmgren's Einordnung annehmen zu dürfen, als Levinsen den Namen Eucranta unter den verschmolzenen Polynoïdengattungen nicht mit aufführt.

Genus Enipo.

11. Enipo Torelli.

Levinsen [10], pag. 196/39 = Nemidia Torelli, Malmgren, 1885. pag. 84. A. Hansen [12, 13], 1880.

Dies scheint eine ziemlich seltene Form auf Spitzbergen zu sein; sie fand sich nur in einem Exemplar und wurde in einer Tiefe von 10 m am 26. August gefunden.

Ich nehme den Namen „Enipo" Levinsen an, weil ich dessen Gründe für Vereinigung der beiden genera Malmgren's, „Enipo" und „Nemidia", für gerechtfertigt halte, einmal, weil in jedem genus bis jetzt nur eine species gefunden worden ist, und zweitens, weil der Unterschied beider genera nur auf die verschiedene Segmentzahl (Enipo 100, Nemidia 50) basiert ist; — solche und noch größere Schwankungen werden aber bei Polynoë scolopendrina (70—180 Segmente) unberücksichtigt gelassen.

Im Anfang glaubte ich eine neue species von Enipo vor mir zu haben, da das vorliegende Exemplar mit der sehr eingehenden Beschreibung Malmgren's in einigen Punkten differierte; doch stand ich von der Aufstellung einer neuen Art ab, weil ich vermute, daß Malmgren nur ein jüngeres Stadium oder auch vielleicht ein verkümmertes Individuum vor sich hatte.

Ich will jedoch die gefundenen Unterschiede hier kurz angeben, da dieselben bei etwaigen späteren Beobachtungen einschlagend sein dürften.

a) Enipo Torelli (Nemidia Torelli, Malmgren) hat:
1. 52 Segmente,
2. kurze, wenig entwickelte Palpen,
3. ein „Tentaculum parce ciliatum",
4. die Tentakelcirrhen gleich lang mit den Palpen,
5. „Elytra glabra";
6. die Elytren lassen die Mitte des Rückens frei.

b) Das vorliegende Exemplar hat:
1. 55 Segmente,
2. sehr kräftig entwickelte Palpen,
3. einen Tentakel, welcher dicht mit kleinen Spitzchen und Kölbchen besetzt ist;
4. die Tentakelcirrhen sind viel kürzer als die Palpen, das äußere Paar ist kaum halb so lang,
5. vollkommen glatte Elytren;
6. die Elytren überdecken sich in der Mitte des Rückens dachziegelartig.

Die ersten drei Unterschiede scheinen mir allerdings irrelevant zu sein, während die drei letzten eher die Aufstellung einer neuen Species rechtfertigen könnten, da dieselben gewiß mehr Wert besitzen dürften als die Unterscheidungsmerkmale von Harmothoë imbricata und Harmothoë villosa. Doch sehe ich aus den angeführten Gründen von einer neuen Namengebung ab und begnüge mich damit, auf die Unterschiede in den angegebenen Beziehungen hingewiesen zu haben.

Die folgende Tabelle giebt eine gedrängte Zusammenstellung der Fundorte, deren Vergleich mit anderen später vielleicht Aufschlüsse über die geographische Verbreitung und das Vorkommen der einzelnen Arten in verschiedenen Tiefen geben kann.

Name	Datum des Fanges	Tiefe	Bodenbeschaffenheit
1. **Harmothoë imbricata**	25. und 28. Juni	10 m 20 m	Steine und Tange
		40 m	Lehmiger Boden mit Steinen
	20., 21. und 31. Juli	50 m	Mudder
		100 m	Steiniger Boden
	26. August	120 m 160 m	Mudder
2. **Harmothoë villosa**	28. Juni	3—4 m	Steine und Tange
		10 m	Steinboden
		50 m	Mudder
	8., 20. und 21. Juli	85 m	Steine und Mudder
		100 m 175 m	Steiniger Boden
3. **Harmothoë badia**	28. und 29. Juni	3—4 m 10 m	Steine und Tange
		80 m	Lehmboden mit Steinen
	5., 20. und 21. Juli	85 m	Stein und Mudder
		100 m	Steiniger Boden
4. **Harmothoë glabra**	20. Juli	10 m	Steine und Tange, auch auf Steinboden
5. **Harmothoë aspera**	26. August	10 m	Steine und Tange
6. **Harmothoë rarispina**	26. August	10 m	Steine und Tange
7. **Harmothoë vittata** n. sp.	20. Juli	10 m	Steine und Tange
8. **Nychia globifera**	20. Juli 26. August	10 m	Steine und Tange
9. **Nychia cirrosa**	5. Juli	80 m	Lehmboden mit Steinen
10. **Eucranta villosa**	20. Juli	10 m	Steine und Tange
11. **Enipo Torelli**	26. August	10 m	Steine und Tange



Nach diesen Bemerkungen über die Systematik der Polynoïden Spitzbergens und der Einordnung des vorhandenen Materials komme ich zu den Untersuchungen, welche ich hinsichtlich der anatomischen und physiologischen Verhältnisse angestellt habe. Dieselben beziehen sich hauptsächlich auf das Nephridialsystem dieser Annelidengruppe und erstrecken sich auf alle vorgefundenen Arten außer Eucranta villosa und Harmothoë aspera.

Die Nephridien der Polynoïden von Spitzbergen.

Ehe ich an die Darlegung der Resultate gehen kann, muß ich einige Bemerkungen über die Konservierung und die weitere Behandlung des Materials einflechten. Die gefangenen Tiere wurden teils mittelst 30 %igem Alkohol und Sublimat, teils mit 30 %igem Alkohol und Jod getötet und dann in 70 %igem Alkohol aufbewahrt.

Um die Nephridien in ihrer Lage im Körper und in ihren Beziehungen zu anderen Organen aufzusuchen, schlug ich zwei verschiedene Wege ein, welche sich gegenseitig ergänzen und kontrollieren.

Diese beiden Wege der Untersuchung waren:

1) die Schnittmethode,
2) die Zergliederung der Tiere unter dem Mikroskop.

Um die Tiere in Schnittserien zu zerlegen, wurden dieselben zunächst gefärbt; dies geschah teils mit Boraxkarmin[15]) (alkoholisch, GRENACHER), teils mit Hämatoxylin (DELAFIELD), teils mit salzsaurem Karmin (MEYER); einige Exemplare wurden noch mit Pikrokarmin (WEIGERT) behandelt. Nach der Entwässerung wurden dieselben mit Toluol puriss. aufgehellt, in Paraffin eingebettet und in Schnitte zerlegt (von 0,01 bis 0,025 mm Dicke). Nach der Auflösung des Paraffins fand gewöhnlich eine Nachfärbung mittelst Pikrinsäure statt, welche in Terpentin gelöst war. Die besten Bilder ergab die Behandlung mit Boraxkarmin. Dieselbe Erfahrung haben bezüglich der Nephridien auch EISIG[1] und und EDUARD MEYER[16] gemacht.

---

15) Die Färbemittel und ihre Zusammensetzung findet man in den [illegible] zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten" von W[illegible] Braunschweig 1887.

[illegible] MEYER, „Studien über den Körperbau der Anneliden". I[illegible] [illegible]olog. Station zu Neapel. Bd. VII. Heft 4. 1887.

Die Schnitte wurden in vier verschiedenen Richtungen angefertigt: 1) Querschnitte, 2) Längsschnitte, 3) Horizontalschnitte, 4) schräge Schnitte. Mit letzterem Namen bezeichne ich solche, welche sich von innen und oben nach unten und außen erstrecken und dabei etwas von vorn nach hinten gerichtet sind. Sie wurden zu dem Zwecke angefertigt, den Ausführungsgang der Nephridien in seiner ganzen Ausdehnung zu treffen.

Die Überlegung, daß sowohl bei der Entwässerung als beim Einbetten in Paraffin nicht bloß Verlagerungen, sondern auch Gestaltänderungen der Nephridien sehr leicht eintreten können, zumal bei so zarten Organen, veranlaßte mich noch dazu, durch die Zergliederung der ganzen Tiere unter dem Mikroskope Kontrolle zu suchen. Zur Befestigung der Tiere in der Glasschale diente Celloidin, die Präparation fand unter Alkohol statt. Vom Rücken her war es unmöglich, den Nephridien nahe zu kommen, sie zerrissen und mit ihnen die zarten Dissepimente; auf diesem Wege gelang es nur, den Zusammenhang der Organe mit den Nephridialpapillen zu konstatieren. Bessere Resultate lieferten Präparate, bei denen ich von der Neuralseite die Zergliederung begann; doch hinderte der Darm eine genauere Einsicht in die Anatomie der Nephridien (s. Zeichnung II, 7 u. III, 19.) Schließlich blieb nur noch der Weg übrig, von innen her die fraglichen Organe aufzusuchen. Die Tiere wurden vollständig mit Celloidin umhüllt, nach Erhärtung desselben durch einen Medianschnitt in zwei symmetrische Hälften zerlegt und diese dergestalt befestigt, daß die mediane Schnitt fläche dem Objektiv des Mikroskopes zugekehrt war. So gelangte ich zu den Bildern der Zeichnung II, 5^{a-c}.

Untersuchungen über die Nephridien der Polynoïden sind allerdings schon angestellt worden, doch ohne tieferes Eingehen. Oft bin ich auch bei den von mir untersuchten Arten zu ganz anderen Resultaten gelangt, als ich sie in den Aufzeichnungen früherer Forscher fand. Was über den Gegenstand meiner Untersuchungen schon bekannt ist, will ich kurz darlegen.

Der erste, welcher den Nephridien bei Polynoïden näher getreten ist und die beobachteten Organe als „Segmentalorgane" beschrieb, war wohl Williams[17]). Seine Darstellung griff jedoch Ehlers[18]) an, und dieser gab eine neue Beschreibung der frag-

---

17) Williams, „On the segmental organs of Annelids", in: Phil. Trans. 1858.

18) Ehlers, Ernst, „Die Borstenwürmer". Leipzig 1864—1868.

lichen Organe. Ihm trat dann wieder W. A. HASWELL [19], [20] gegenüber und legte klar, daß sich seine Angaben auf ganz andere Organe beziehen, daß das, was EHLERS [18] beschrieb, nichts anderes sei als die „intestinal caeca“, die sogen. Leberdärme. Die Behauptung HASWELL's [19] kann aber, wie mir scheint, nicht auf alle Darstellungen EHLERS Anwendung finden; jedenfalls kann sie sich auf eine Zeichnung nicht erstrecken, welche sich in den „Borstenwürmern“ [18] Taf. IV, Fig. 3 findet. Dieselbe scheint mir ein Parapodium von Polynoë pellucida darzustellen; in demselben ist ein Haufen Geschlechtsprodukte zu sehen. Was EHLERS als bewimperte Öffnungen dieses als „Segmentalorgan“ aufgefaßten Gebildes zeichnet, dürfte sich bei erneuten Untersuchungen wohl kaum als solches herausstellen. Jene Wimpern (s. Zeichnung XXIII) mögen an den eingezeichneten Stellen vorhanden sein, — verschiedene Forscher haben solche konstatiert; — vielleicht sind sie es, welchen die Aufgabe zufällt, die ausgestoßenen Geschlechtsprodukte unter die Elytren zu befördern; — vollkommenen Aufschluß wird aber nur eine erneute Untersuchung geben können.

CLAPARÈDE [3] hat den inneren Bau der Polynoïden nicht untersucht, er äußert darüber: „il est à désirer que la même attention“ (wie den äußeren Verhältnissen) se porte sur l'organisation interne“ (pag. 63). Doch findet sich bei ihm die richtige Vermutung, daß an der Spitze der Nephridialpapillen die äußeren Öffnungen der „organs segmentaux“ liegen möchten.

Nach ihm hat HUXLEY [21]) in seiner „Anatomy of Polynoë squamata“ eine Bemerkung gegeben, welche einen sicheren Anhalt bietet. Er schreibt: „Springing from the neural surface of the somite, close to the parapodium, there is a small pyriform tubercle, divided by longitudinal groves into about eight segments. This is possibly connected with the reproductive functions.“

Diese Angabe ist allerdings insofern ungenau, als die Nephridialpapillen nicht am Parapodium sitzen, sondern am Körper selbst; auch kommen dieselben schon vor dem neunten Segment vor und

---

19) W. A. HASWELL, „On the segmental organs of Polynoë“, in: „Zoolog. Anzeiger“ (CARUS) 1882, V, No. 123, pag. 544.

20) W. A. HASWELL, „A Monograph of the Australian Aphroditea“, in: „The proceedings of the Linn. Soc. of N. S. Wales“. Sydney 1883, Vol. VII.

21) HUXLEY, „The anatomy of the invertebrated animals“, pag. 231.

stehen in keinem direkten Zusammenhang mit „the reproductive functions".

Der Beobachtung des englischen Forschers schließt sich eine Bemerkung GRUBE's [9] an. Er schreibt pag. 47: „An der Stelle, wo das Ruder von der Bauchwand des Leibes entspringt, scheint bei allen Polynoïnen eine sehr kleine Papille (Bauchpapille) zu sitzen, welche wenigstens im trächtigen Zustande durchbohrt und zur Ausführung der Eier bestimmt scheint. Die Tiere, bei welchen sie spitz ausläuft, sind vermutlich die Männchen, wiederholt habe ich um diese Stelle zähe Massen anklebend gefunden, die ich nach der Ähnlichkeit mit den bei lebenden Heteronereismännchen beobachteten für Samenmassen halte."

Diese Beobachtungen sind ganz richtig, nur giebt das spitze Zulaufen der Papillen keinen Anhaltspunkt dafür, daß solche gerade den Männchen zukommen; bei einigen Polynoïden sind dieselben nur durch hügelartige Erhebungen an jener Stelle vertreten (z. B. Polynoë areolata, SARS). Daß GRUBE gerade die spitzere Form der Papille für die Männchen reklamiert, dürfte vielleicht auf der allerdings irrigen Vermutung beruhen, daß ihnen dieselben als Begattungsorgane dienen könnten; es wird sich aber herausstellen, daß der Zusammenhang der Nephridien mit der Geschlechtsthätigkeit der Tiere überhaupt nur auf einer sekundären Funktion beruht.

Weitergehende Studien über die Nephridien von Polynoïden haben A. G. BOURNE [22], W. A. HASWELL [19] und KALLENBACH [8] angestellt; da jedoch diejenigen HASWELL's die weitestgehenden sind, will ich dessen Resultate hier kurz resumieren und die Angaben der beiden anderen Autoren an den Stellen besprechen, wo ich mich mit ihnen in Widerspruch befinde.

HASWELL's „segmental organs" sind kontraktile Schläuche, welche beiderseits vom Darm an der Leibeswand in den einzelnen Segmenten liegen. Dieselben sind von rötlich-gelber Farbe und besitzen eine kugelförmige Erweiterung. Ihre innere Öffnung liegt fast in der Mitte des Körpers, an der Medianlinie; durch sie kommuniziert der Inhalt der Leibeshöhle mit dem der „segmental organs", und da dieselben durch eine oder mehrere Öffnungen an

---

22) **BOURNE, A. G., „Certain points in the anatomy of Polynoina and on the Polynoë (Lepidonotus, LEACH) clava of Montagu", in: The transact. of the Linn. Soc. of London, 2nd Ser., Zoology, Vol. II, part. 7, Sept. 1883.**

„the ventral tubercle" (= Nephridialpapille) mit der äußeren Umgebung in Verbindung treten, stellen sie eine solche zugleich für den Inhalt der Leibeshöhle mit der Außenwelt her. Die innere Mündung ist bewimpert, die Wandung des Kanals und der Erweiterung drüsiger Natur. Sperma hat er durch die äußere Mündung austreten sehen (spontan oder durch mechanischen Druck veranlaßt?), und er folgert daraus, daß auch die weiblichen Geschlechtsprodukte auf dieser Bahn nach außen gelangen.

Die letzten Veröffentlichungen über Nephridien von Polynoïden finden sich bei LEVINSEN, op. cit. 10, pag. 176/19, doch gehen dieselben in ihren Beobachtungen über das Referierte nicht hinaus.

Um Klarheit über die Lage der Nephridien im Körper der Polynoïden sowie über ihre Beziehungen zu anderen Organsystemen zu gewinnen, macht es sich notwendig, daß man sich einen Überblick über den inneren Bau dieser Annelidengruppe überhaupt verschafft. Für sehr viele Angaben früherer Forscher haben meine Untersuchungen bestätigende Resultate ergeben; doch gerade in einigen für das Nephridialsystem bedeutsamen Punkten haben sich bei den von mir untersuchten Arten weit abweichende Ergebnisse herausgestellt.

Notizen über die inneren Verhältnisse bei Polynoïden finden sich sowohl bei CLAPARÈDE [3] als bei EHLERS [18], doch nur aphoristisch; erst KALLENBACH [8] hat das bekannte Material gesammelt und durch eigene Untersuchungen vervollständigt.

Einigen Überblick gewährt schon das Diagramm (Zeichnung III, 19); dasselbe ist aus verschiedenen Querschnitten des neunten Segments einer Harmothoë kombiniert. In der Mitte sieht man den quer durchschnittenen Pharynx. Derselbe ist nach der Leibeshöhle zu vom Peritoneum überkleidet, welches in das des Mitteldarms, welcher sich unmittelbar an den Pharynx anschließt, übergeht. An dieser Stelle spaltet sich eine ihrer Struktur nach peritoneale Lamelle ab, welche sackförmig die Höhlung umschließt, in die der Pharynx zurückgezogen wird. Vorn geht dieselbe in das Peritoneum der Leibeshöhle über. Ich möchte die Wandung, welche den Raum, in den sich der Pharynx einzieht, von der Leibeshöhle trennt, als Pharyngealtasche bezeichnen. In weiter hinten gelegenen Segmenten würde sich an der Stelle des Pharynx der Mitteldarm im Diagramm befinden. Zu beiden Seiten sieht man die Darmdivertikel (*d. div.*), [= Leberdärme, KALLENBACH]

durchschnitten; *h.bl.g.* deutet das hämale Blutgefäß, *n.bl.g.* das neurale an. Der Raum, in welchem die genannten Organe liegen, stellt die Darmkammer dar; sie ist von den hämalen Längsmuskeln (*h.l.m.*), den Strahlenmuskeln (*str.m.*), welche das innere Ende der Stützborsten (*ac.*) fassen, und von den neuralen Transversalmuskeln (*n.tr.m.*) begrenzt. *N.* bedeutet das Bauchmark. Lateral von den Ansatzstellen der Strahlenmuskeln gelangt man in die Höhlung der Parapodien, welche die Borsten (*b*) tragen, und zwar ist ein hämaler (*h.par.*) und ein neuraler Ast (*n.par.*) zu unterscheiden. Von den neuralen Transversalmuskeln wird jederseits ein Raum abgegrenzt, dessen Dach sie bilden; seinen Boden geben die neuralen Längsmuskeln (*n.l.m.*) ab. Dies sind die Nierenkammern; in ihnen liegen die Nephridien (*nephr.*). Über den neuralen Längsmuskeln befindet sich ein Haufen von Geschlechtsprodukten, der neurale Geschlechtsballen (*g.s.*[*n.*]), und ein anderer liegt in der Höhlung des Parapodiums, seine Lage ist durch *g. s.* (*par.*) bezeichnet, der dritte, haemale mit *g. s.* (*h.*).

Soweit sich nun die Darstellungen KALLENBACH's [8]) auf den Pharynx und den sich anschließenden Mitteldarm erstrecken, stimmen dieselben hinsichtlich der Lage mit meinen Befunden überein. Auch seiner Beschreibung des Nervensystems, wie einer Bemerkung über den Verlauf einiger Blutgefäße (deren Vorhandensein CLAPARÈDE noch leugnete) kann ich mich nur anschließen. In Bezug auf die Lagerung der Leberdärme (appendices biliaires, CLAPARÈDE) (= Darmdivertikel) befinde ich mich mit KALLENBACH jedoch durchaus nicht in Übereinstimmung. Bei allen von mir untersuchten Exemplaren finden sich die Darmdivertikel vom achten Segment ab, während der genannte Autor dieselben bei seinen Exemplaren erst vom dreizehnten Segmente an konstatiert. Eine Zeichnung von C. CLAUS [23]), Aphrodite aculeata betreffend, nach MILNE EDWARDS, machte mich stutzig, als ich KALLENBACH's Beschreibung las. Sie veranlaßte mich, genauer darauf zu achten, und sowohl Querschnitte in der Region des Pharynx zeigen die Darmdivertikel, als auch Längs- und Horizontalschnitte.

Die folgenden näheren Darlegungen der inneren Verhältnisse beziehen sich zunächst auf Harmothoë villosa, doch haben sich dieselben für alle untersuchten Exemplare als zutreffend erwiesen.

---

23) CLAUS C., Lehrbuch der Zoologie. Marburg und Leipzig 1885. p. 306.

Von der distalen Wand der Pharyngealtasche gehen intersegmentale Scheidewände nach der Leibeswand, wo sie mit deren Peritoneum in Zusammenhang stehen: es sind dies die Dissepimente. Da, wo die Darmdivertikel auftreten, schieben sie sich derart zwischen dieselben, daß sie mit ihrem proximalen Rande in das Peritoneum des Mitteldarmes übergehen und so die Darmdivertikel zu Paaren isolieren und den ganzen Körper in Kammern zerlegen, welche der äußeren Segmentierung entsprechen. Daß diese Dissepimente bei keinem der Forscher Erwähnung finden, welche sich auch mit den Nephridien von Polynoïden beschäftigt haben, erscheint mir unerfindlich, zumal sie gerade für diese von hoher Bedeutung sind.

Über die Darmdivertikel, welche im 8., 9., 10. und 11. Segment, also zwischen der äußeren Wand der Pharyngealtasche und der Leibeswand liegen, muß ich noch eine Bemerkung einfügen. Dieselben sind kolbenförmige Erweiterungen des Darmes (retortenähnlich), welche durch ihr röhrenförmiges proximales Ende mit dem Darm in Verbindung stehen, sich mit ihrer kugelförmigen distalen Anschwellung dagegen in hämale Erweiterungen der Körperwand drängen. Der Zusammenhang dieser vorderen Divertikel mit dem Darm findet sich im zwölften Segment.

Wenn ich hier der Vermutung Raum gebe, daß die Darmdivertikel in irgend welcher Beziehung zur Entwickelung der Geschlechtsprodukte stehen, so gründet sich dieselbe auf die Beobachtung, daß letztere stets in den Segmenten zur Entfaltung gelangen, in welchen die Darmdivertikel auftreten. Doch findet dies nicht schon im fünften Segment statt, wie KALLENBACH von den von ihm untersuchten Arten angiebt, sondern das erste Paar tritt erst im achten Segment auf. Die Darmdivertikel wie auch die Geschlechtsballen fehlen also im 1. bis 7. Segmente und im letzten, dem Afterstück.

KALLENBACH behauptet betreffs der von ihm untersuchten Arten, daß die Geschlechtsprodukte die ganze Leibeshöhle erfüllen (darunter soll sich auch Harmothoë befunden haben). Dem gegenüber kann ich betreffs aller von mir untersuchten Exemplare als sicher feststellen, daß dies nur im Moment der Ausstoßung von Geschlechtsprodukten zutreffend sein dürfte, oder in einer Entwickelungsperiode, welche kurz vor diesem Moment liegt. Mir ist nur ein Exemplar, ein Männchen von Polynoë areolata (Neapel) vorgekommen, bezüglich dessen ich der Behauptung des genannten Autors zustimmen könnte; doch fehlt in dieser Richtung jede

Kontrolle, da KALLENBACH nie ein Männchen gefunden hat. Bei Weibchen habe ich so etwas niemals gesehen, obwohl ich auch Präparate zur Verfügung hatte, welche von Tieren angefertigt sind, die eben im Akt der Ausführung von Geschlechtsprodukten begriffen sind.

Wie KALLENBACH bemerkt, entstehen die Geschlechtsprodukte aus Falten, welche sich vom Peritoneum erheben. Ich habe immer jederseits drei Haufen gefunden, welche voneinander abgesondert, vom Peritoneum umhüllt, in der Leibeshöhle liegen. Vom neuralen Paar Geschlechtsballen liegt je einer zur Seite des Bauchmarkes; seinen Boden bildet also das Peritoneum, welches den neuralen Längsmuskelstrang überzieht. Das zweite Paar Geschlechtsballen liegt an der nach hinten und außen gerichteten Wand des Darmdivertikels und lehnt sich an die Vorderwand des Dissepimentes an, welches das betreffende Segment vom folgenden trennt. Dies geschieht an der Stelle, wo das Dissepiment, welches peritoneale Struktur zeigt, in das Peritoneum der Leibeswand, an der Ansatzstelle des entsprechenden Parapodiums, übergeht. Im Parapodium liegt unterhalb der Stützborste des neuralen Astes das dritte Paar von Geschlechtsballen (s. Zeichnung XXV, *g. s. par.*). Welchen Weg Eier und Sperma nach außen nehmen, werde ich später erläutern.

Da die Muskeln der Neuralseite in engen Beziehungen zu den Nephridien stehen, will ich deren Lage kurz andeuten. Zu beiden Seiten des Bauchmarkes ziehen sich die neuralen Längsmuskelstränge durch den ganzen Körper. Von diesen aus erstrecken sich nach der Mitte der Seitenwände in der vorderen Hälfte des Segments jederseits drei Quermuskeln, in der hinteren Hälfte zwei. Die Quermuskeln stellen platte, schmale, vom Peritoneum überzogene Bänder vor und haben ihre mediane Insertion an der Körperwand beiderseits vom Bauchmark, zwischen diesem und den neuralen Längsmuskeln; sie sind lateral über dem neuralen Ast der Parapodien befestigt. Alle Quermuskeln zusammen bilden ein Paar zur Sagittalebene schräg gestellte Leitern, deren Sprossen sehr nahe aneinander gerückt sind und nur in der Mitte der Segmente etwas weiter voneinander entfernt stehen.

Von dem proximalen Ende der Stützborsten des hämalen und neuralen Astes der Parapodien begeben sich Muskelbündel in radiärer Anordnung zu der Ringmuskelschicht, es sind dies die Strahlenmuskeln.

Diese beiden Muskelgruppen waren es besonders und mit

ihnen die kräftigen Stützborsten, welche eine Freilegung der Nephridien bei der Zergliederung der Tiere erschwerten.

Die Nephridien von Harmothoë villosa.

Diese Art wählte ich deshalb als Typus der Polynoïdenfamilie, weil es mir an ihr am besten gelang, alle Verhältnisse des Nephridialsystemes zu studieren; da sich unter den Exemplaren dieser Art die größten fanden und dabei solche, welche sich durch vortreffliche Konservierung sehr gut zur Zergliederung unter dem Mikroskop eigneten.

Zunächst betone ich: Die Nephridien treten in allen Segmenten auf, ausgenommen die vier vordersten und das letzte, das Aftersegment, und zwar findet sich in jedem Segment stets ein Paar Nephridien, jederseits eins (s. dagegen: Capitella, Eisig[1]). Jedes Nephridium stellt einen Schlauch dar, welcher mit seinem vorderen Ende das Dissepiment durchbohrt, welches das jedesmalige vordere Segment von demjenigen trennt, in welchem das Organ liegt. Durch diese Oeffnung kommuniziert der Inhalt des Schlauches mit dem des jeweiligen vorderen Segmentes. Mit seinem hinteren Ende durchbohrt der Schlauch kurz vor dem Dissepimente, welches das betreffende Segment nach hinten zu abschließt, die Leibeswand und findet mittelst eines Kanales, der die Nephridialpapille durchsetzt, seinen Ausgang. Diese Papille hat neuralwärts von der Ansatzstelle des Parapodiums ihren Ursprung; durch ihren Kanal steht sowohl der Inhalt der Leibeshöhle, als auch der des Nephridiums mit der Außenwelt in Verbindung.

Die Nephridien des 5., 6., 7. und 8. Segmentes durchbohren Dissepimente, welche die Rückwände solcher Zonite bilden, in denen weder Geschlechtsprodukte erzeugt werden, noch Darmdivertikel vorhanden sind. Die inneren Oeffnungen aller übrigen Nephridien stehen aber diesen Organen gegenüber, und ich glaube in diesem verschiedenen Verhalten hinsichtlich der Anatomie die Rechtfertigung zu finden, wenn ich auf Grund desselben zwischen den vier vorderen und den übrigen hinteren Nephridienpaaren unterscheide, um so mehr als die physiologischen Betrachtungen tiefgreifende Unterschiede begründen.

Die vorderen Nephridien.

Die vorderen Nephridienpaare stimmen in ihrem anatomischen und histologischen Bau so vollkommen überein, daß es genügen

wird, wenn ich mich auf die Beschreibung eines einzigen beschränke, indem ich dieses auf seiner Bahn verfolge.

Die äußere Mündung der Nephridien befindet sich an der Spitze der fingerförmigen Nephridialpapille, welche an der Neuralseite, ein wenig von der Ursprungsstelle der Parapodien entfernt, entspringt und aus der Leibeswand vorragt (s. Zeichnung II, 8). Die Größe dieser Papillen ist natürlich eine relative und hängt von der Größe des ganzen Tieres ab, das Verhältnis der Länge zur Dicke schwankte zwischen 3 : 1 und 4 : 1. Die Papille ist etwas nach außen, unten und nach hinten gerichtet; an ihrer Spitze ist sie oft ein wenig umgebogen und abgerundet. Jede ist ihrer ganzen Länge nach von einem Kanal durchbohrt. Dieser ist von einer einfachen Zellenschicht ausgekleidet, der von Haswell, Bourne und Kallenbach Wimpern zugesprochen werden. An dem in Alkohol konservierten Material gelang es mir nicht, dieselben aufzufinden; an Stelle der Cilien zeigte sich nur ein unregelmäßiger, zusammengeballter Belag von Protoplasma an den Zellwänden; es liegt die Vermutung nahe, daß dies die im Alkohol zusammengeschrumpften Reste der ehemaligen Wimpern sind.

Umschlossen wird der von den Epithelzellen des Nephridiums ausgekleidete Kanal von einer dicken Wandung bindegewebiger Natur, welche von zahlreichen Muskelfasern durchsetzt ist; diese rühren von der subkutanen Ringmuskelschicht her und können einen sphinkterartigen Verschluß des Nephridialporus herstellen, auch ein Zurückziehen der Papille bewirken. Die Außenschicht bildet die von der Cuticula bedeckte Hypodermis, welche an der inneren Grenze der Papille, da, wo der Ausmündungskanal durch die Ringmuskelschicht der Haut tritt, in die Hypodermis der Körperwand übergeht. Was Haswell [19] und Bourne [20] hervorheben, daß auf der Oberfläche der Nephridialpapille acht Rinnen verlaufen, so daß dieselbe kanelliert erscheinen würde, habe ich an keinem meiner Exemplare entdecken können; der Querschnitt war immer ein Oval oder ein Kreis.

An der Ansatzstelle der Nephridialpapille geht der dieselbe durchsetzende Kanal in die Höhlung des in der Nierenkammer gelegenen Nephridiums über. Dieses bildet zunächst einen röhrenförmigen Schlauch, welcher sich ganz allmählich erweitert und nach einer ganz geringen Biegung nach hinten und innen sich absteigend der Medianlinie nähert und nach vorn wendet, bis das Organ etwa das vordere Drittel des Segmentes erreicht hat. Unter ihm liegt der neurale Längsmuskelstrang, den es an seiner am

tiefsten gelegenen Stelle berühren kann. Von der Darmkammer ist das Nephridium durch die neuralen Quermuskeln getrennt. Durch die Biegung nach der Neuralseite weicht das Organ den Stützborsten aus. Am vorderen Drittel des Segmentes hat es meist seine größte Erweiterung erreicht. Nun knickt es (s. Zeichnung II, 5[a], Segment V, VI, VII, VIII) plötzlich, sich wieder verjüngend, um, steigt zwischen den neuralen Quermuskeln und der Körperwand empor und durchbohrt das Dissepiment, indem es sich hier zu seiner inneren Öffnung nach oben und außen wendet; es biegt also um die Einschnürung herum, welche der Körper zwischen je zwei Segmenten erfährt.

Den inneren, engeren Teil des Nephridiums, welcher der inneren Öffnung zunächst liegt, bezeichne ich (von dieser aus gesehen) als absteigenden inneren Nephridialschenkel, den engeren Teil, welcher der Nephridialpapille am nächsten liegt, als aufsteigenden, äußeren Nephridialschenkel, das zwischen beiden liegende, bauchig erweiterte Stück als Nephridialsack.

An der inneren Öffnung treten die epithelialen Wandungen des Nephridiums einerseits in das peritoneale Dissepiment, andererseits in das Peritoneum der Leibeshöhle über. Dabei legt sich ein Zipfel der Öffnung seitlich nach außen gewendet an die Leibeswand an; der andere, nach innen gelegene Zipfel haftet am Dissepiment, mit diesem eine Falte bildend, welche schräg von oben und innen nach unten und außen zieht und an der tiefsten Stelle mit der Falte zusammentrifft, welche von der Wand des Nephridiums mit der Körperwand gebildet wird und von außen und oben nach unten und innen verläuft. So gewinnt die innere Öffnung die Form eines Dreiecks, in dessen nach unten gerichteter Spitze sich die beiden Falten, die Unterlippen der Trichteröffnung vereinigen. Gerade über der Vereinigungsstelle der beiden Unterlippen breitet sich ein Teil des epithelialen Gewebes der Nephridien aus, welches direkt in das Dissepiment übergeht: es ist die Oberlippe des Trichters; — eine Faltenbildung ist an dieser Stelle nicht zu bemerken.

Jedes Nephridium gehört also streng genommen immer je zwei aufeinanderfolgenden Segmenten an. Die Oberlippe sowie die beiden Unterlippen liegen vor dem Dissepiment, sie gehören dem vorderen Segment an; die Trichterhöhlung, der innere Nephridialschenkel, sowie alle übrigen Teile des Organs bis zur Spitze der Nephridialpapille liegen hinter dem Dissepiment, sie gehören

dem jedesmaligen folgenden Segmente an. Die Trichteröffnung vermittelt die Kommunikation des Inhaltes der Leibeshöhle mit der Höhlung des Nephridiums, der Kanal, welcher die Nephridialpapille durchsetzt, stellt eine Verbindung dieser mit der Außenwelt her.

Alle Autoren, welche Gelegenheit hatten, Polynoïden im lebenden Zustande zu beobachten, haben die Trichteröffnung mit zahlreichen, rasch beweglichen Cilien besetzt gefunden; an den vorliegenden Exemplaren waren dieselben nicht mehr mit Sicherheit zu konstatieren, doch dürfte der starke protoplasmatische Belag der Zellwände, besonders der Unterlippen, darauf hinweisen.

Die Histologie der Nephridien zeigt darin eine Merkwürdigkeit, daß die Epithelien der einzelnen Abschnitte ein ganz verschiedenes Verhalten darbieten. Die Nephridien bestehen aus zwei Lamellen, einem inneren Epithelblatte und einer äußeren peritonealen Umhüllung. Die Zellen des Epithels an der Unterlippe erscheinen höher, mehr cylinderförmig als an anderen Teilen, die ovalen Kerne zeigen eine aufrechte Stellung ungefähr in der Mitte der Zellen (s. Zeichnung III, 18, III, 16). In der Oberlippe dagegen sind die Zellen viel flacher, breiter und niedriger gestaltet; dasselbe Verhalten weisen die Zellen der beiden Schenkel und des Sackes auf, wenn auch nicht in so hohem Maße wie in der Oberlippe. Der peritoneale Überzug besteht aus langgestreckten Zellen mit verstreuten Kernen. So einfach stellt sich demnach die Histologie der Nephridien nicht, wie sie Kallenbach [8] beschrieb; seine Darstellung paßt wenigstens auf das Verhalten der Unterlippe keineswegs. Ob das Epithel während des Lebens bewimpert ist, konnte nicht ermittelt werden, doch zeigten sich überall ganz ähnliche Protoplasmaballen, wie sie an der Unterlippe auftraten. Haswell giebt an, daß die Nephridien kontraktile Schläuche seien. Um diese Behauptung zu stützen, müßte man aber wohl Muskelfasern in den Wandungen annehmen, ich habe solche jedoch niemals finden können.

Die hinteren Nephridien.

Im großen und ganzen schließen sich die hinteren Nephridien in ihren morphologischen Verhältnissen denen der vorderen an. Ihre Lage ist dieselbe, die Papillen haben dieselbe Form, nur sind sie etwas kräftiger entwickelt. Ein Unterschied hinsichtlich der Trichteröffnungen könnte nur darin erkannt werden, daß dieselben

bei den hinteren Nephridien größer sind und oft in einen tieferen Schlitz zwischen den Unterlippen ausgezogen erscheinen. Mit der Größenzunahme der Segmente wächst selbstverständlich die Länge der Organe, nimmt aber auch in den letzten 8 bis 9 Segmenten in demselben Maße ab. Eine tiefergreifende morphologische Verschiedenheit findet nur bezüglich der Bildung des Nephridialsackes statt. Der distale Nephridialschenkel verkürzt sich immer mehr, je weiter man in der Segmentreihe fortschreitet, bis zum 27. Segment, nimmt aber von da an wieder zu. Auf seine Kosten finden die Veränderungen am Nephridialsacke statt. Schon im neunten Segment zeigt derselbe eine sanfte Einschnürung und ein Ausbiegen des hinteren Teiles desselben nach außen. Dieses Verhalten wächst, je weiter wir in der Segmentzahl gelangen; im 13. Segment kann man bereits zwei Nephridialsäcke unterscheiden, welche durch einen engeren Kanal in Verbindung stehen. An den weiter hinten gelegenen Nephridien können beide Säcke bald näher, bald weiter voneinander liegen; manchmal kommt es sogar vor, daß drei Säcke in Ausbildung begriffen erscheinen (s. Zeichnung II, 5[a], Segment XV). Vom 28. Segment ab nähern sich die Nephridien in ihrer Gestalt wieder der der vorderen Paare und gleichen ihnen in den letzten vollständig. Worauf die Abweichungen der hinteren von den vorderen Nephridien beruhen, wird sich später herausstellen; hier sei nur darauf hingedeutet, daß sie in Beziehung zu den Darmdivertikeln und Geschlechtsprodukten stehen dürften. Was die Histologie anbetrifft, ist hervorzuheben, daß darin eine vollkommene Übereinstimmung zwischen den vorderen und hinteren Nephridien herrscht.

Während die vorderen Nephridien der linken Seite in Form und Größe denen der rechten Seite vollkommen entsprechen, läßt sich dies von den hinteren nur in sehr beschränktem Maße behaupten. Besonders in der mittleren Körperregion, wo die Einschnürungen der Nephridialsäcke häufiger auftreten und sich größere Komplikationen in der Gestalt geltend machen, finden sich Verschiedenheiten zwischen den Nephridien der linken und rechten Seite. So kommt es vor, daß bald das linke Organ zwei Nephridialsäcke aufweist, während das rechte nur einen besitzt, oder auch umgekehrt; auch kann das linke drei Abschnürungen zeigen, während sich im rechten eine oder zwei vorfinden. Auf diese Unterschiede lege ich jedoch kein großes Gewicht; doch war es nötig, darauf hinzuweisen, da sich solche auch bei anderen Annelidengruppen herausgestellt haben.

Welche Farbe die Nephridien der Eismeerpolynoïden im Leben haben, kann ich nicht angeben und will nur die Beobachtungen HASWELL's [19] und KALLENBACH's [8] hier anführen, welche sie als deutlich gelb bezeichnen. Woran die Färbung gebunden ist, läßt sich aus KALLENBACH's Notizen nicht ermitteln. HASWELL [19] giebt an, daß die Wandungen der Organe mit rötlichgelben Körnchen ausgefüllt seien. Durch die Behandlung mit Alkohol scheint die Farbe ausgezogen zu werden, wenigstens ist es mir nie gelungen eine solche zu entdecken. Einige Beobachtungen, welche der Bemerkung HASWELL's zur Seite stehen könnten, will ich im physiologischen Teile behandeln.

Die Lagebeziehungen der Nephridien zu den übrigen Organen ergeben sich leicht aus einer Kombination der Zeichnungen II, 7, 8, 5^{a-c}, III, 19.

Die anatomischen Befunde, welche ich hier mitgeteilt habe, geben die Resultate wieder, welche ich an geschlechtsreifen, ausgewachsenen Tieren von Harmothoë villosa bei meinen Untersuchungen gefunden habe. Sie stützen sich hauptsächlich auf die Erfahrungen, die sich bei der Zergliederung der Tiere unter dem Mikroskop darboten.

Geringe Abweichungen, trotzdem aber von großer Bedeutung, ergaben sich bei der Untersuchung solcher Tiere, welche der Geschlechtsreife ferner standen. Schnittserien durch solche zeigten nämlich, daß das Auftreten der doppelten Nephridialsäcke in der mittleren Körperregion bei jüngeren Tieren auf kleinere Zonen beschränkt ist, ja daß solche bei ganz jungen Exemplaren überhaupt nicht vorkommen. Diese Beobachtung hat mich zu der Ansicht gebracht, daß die Einschnürungen sekundäre Bildungen seien, welche nur in Verbindung mit Betrachtungen über die Funktionen der Nephridien eine Erklärung finden können.

Leider war das Material von Harmothoë villosa immer entweder junges oder solches, welches sich im geschlechtsreifen Zustande befand, kein einziges Exemplar hatte das Stadium nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte erreicht. Glücklicherweise fanden sich bei den übrigen Arten Individuen, welche sich in diesem Stadium befanden; wegen der Nähe der Verwandtschaft dürfte der Schluß gerechtfertigt erscheinen, daß Harmothoë villosa dieselben Resultate geliefert hätte.

Die Nephridien der übrigen Polynoïden.

Im allgemeinen stimmt die Anatomie sämtlicher von mir untersuchten Arten mit der von Harmothoë villosa überein; doch kann ich es nicht vermeiden, auf die Unterschiede aufmerksam zu machen, wenn dieselben auch oft geringfügig erscheinen.

Soweit sich dieselben auf die außen gelegenen Organe, die Nephridialpapillen erstrecken, habe ich bei den einzelnen Arten schon darauf hingewiesen. Ich fasse deshalb hier nur kurz zusammen: Das Verhältnis der Länge zur Dicke der Papille erwies sich bei Harmothoë villosa als 4 : 1 oder 3 : 1, bei Harmothoë imbricata als 3 : 1, Harmothoë badia und Enipo Torelli zeigten an vielen Segmenten dieses Verhältnis als 6 : 1, die übrigen schließen sich an Harmothoë villosa an. Bei allen zeigt sich, daß jedes Segment nur ein Paar Nephridien enthält. Die Anordnung ist ganz dieselbe wie bei Harmothoë villosa; sie finden sich regelmäßig vom fünften Segmente an den ganzen Körper hindurch, ausgenommen das Aftersegment. Dasselbe Verhalten zeigt auch Enipo Torelli trotz der großen Segmentzahl. Die Form bleibt in der Hauptsache die Grundform der Nephridien, wie sie Harmothoë villosa aufweist. Überall lassen sich die vier vorderen von den übrigen (je nach der Zahl der Segmente) hinteren Nephridienpaaren unterscheiden; auch ihr differentes Verhalten ist durchweg dasselbe, sowohl die Zunahme der Größe von vorn nach hinten, wie im letzten Drittel des Körpers die allmähliche Abnahme; darin unterscheidet sich eine Nychia nicht im geringsten von einer Harmothoë oder Enipo. Auch die Einschnürungen, das doppelte Auftreten von Nephridialsäcken zeigen alle Formen in den entsprechenden Stadien; junge Nychiaexemplare stehen den jüngsten Formen von Harmothoë villosa auch in der Hinsicht ganz gleich, als auch bei ihnen jene Einschnürungen der Nephridialsäcke fehlen. Die Lage des Nephridialsackes war bei Harmothoë imbricata und H. badia in den hinteren Segmenten von der des gewählten Typus verschieden, insofern, als derselbe bei den genannten Arten viel weiter nach hinten im Segment lag, oft bis zum zweiten Drittel desselben nach hinten gerückt war. Zu erwähnen ist noch, daß der proximale Nephridialschenkel bei Harmothoë rarispina eine viel steilere Stellung zeigt als alle übrigen Formen.

Gerade diese letzte Art wurde mir dadurch besonders interessant, daß das vorhandene Exemplar sich in dem Stadium befand, in

welchem alle Geschlechtsprodukte ausgeführt waren. Ein Exemplar von Harmothoë imbricata und einige von der „badia“-Form unterstützen die daselbst ermittelten Resultate; ich teile dieselben gleich zusammenfassend mit, da alle Arten dasselbe Verhalten zeigen.

Die vorderen Nephridien waren in derselben Weise entwickelt, wie dies bei jungen und auch bei geschlechtsreifen Tieren der Fall war. Ganz anders die hinteren Nephridien. Diese stellten sich als Röhren dar, welche sehr eng waren und nur selten noch eine kleine Erweiterung als Hinweis auf einen ehemaligen Nephridialsack bemerkbar werden ließen; die Wandungen erschienen bedeutend schmäler auf den Schnitten. Die Nephridien sind also vollkommen zusammengefallen, wohl auch einer Schrumpfung verfallen, nachdem das Tier seiner Geschlechtsthätigkeit Genüge gethan hatte.

Bevor ich jedoch die Morphologie der Nephridien verlassen kann, muß ich einige Bemerkungen früherer Forscher besprechen, welche mit meinen Resultaten nicht in Einklang stehen. Ich wende mich zunächst zu der Beschreibung, welche KALLENBACH [8] von den Nephridien gegeben hat. Er schreibt pag. 31 seiner Inaugural-Dissertation:

„Bei unserer Polynoë (cirrata) finden sich die „Segmentalorgane“, wie Seitenschnitte (= Längsschnitte) lehren, vom fünften Segmente ab in allen folgenden. Ihre äußere Mündung liegt an der Spitze der Ventralpapille, welche in ihrer ganzen Länge vom Organ durchsetzt wird. Dann durchbohrt es die Körperwand und wendet sich, seitlich an den Längsmuskeln aufsteigend, nach hinten und außen. In seinem oberen Abschnitt erfährt es dann eine ampullenförmige Anschwellung, um sich gegen das innere Ende wieder zu verjüngen.“

Abgesehen davon, daß über die Lage der inneren Mündung keine Angabe vorhanden ist, muß doch jeder nach diesem Verfolg der Nephridien in ihrem Verlaufe innerhalb des Körpers die Anschauung gewinnen, als ob die innere Öffnung nicht nach vorn, sondern nach hinten gerichtet im Segment läge; von den Dissepimenten scheint der Autor keine Vorstellung gehabt zu haben. Daß sich das Organ nach hinten und außen wenden soll (es müßte von ihm also das Dissepiment durchbohrt werden, welches das betreffende Segment gegen das folgende abschließt, und mit diesem eine Kommunikation zustande kommen), beruht wohl auf einem Irrtum, denn die Anatomie der von mir untersuchten Polynoïden weist nach, daß die Nephridien sich im Gegenteil nach innen,

medianwärts und nach vorn ziehen. Erst später in der Trichterregion wenden sie sich nach außen. An den neuralen Längsmuskeln kann ein Nephridium nicht aufsteigen, da es über denselben liegt und diese einen ganz ebenen Strang als Boden des Nierenkammersystems bilden. Ein Mißverständnis wäre allerdings möglich, wenn KALLENBACH anfangs die Lage der Nephridien von außen her betrachtet hätte, dem innen gelegenen Teile aber von der Trichteröffnung aus nachgegangen wäre; dem widerspricht es aber, daß er zuletzt diese „vermutliche" innere Öffnung erwähnt.

An zweiter Stelle muß ich aber auch einer Behauptung HASWELL's[19] entgegentreten. Derselbe läßt sich (pag. 544) folgendermaßen aus: „The ventral tubercle is traversed by a central canal with diatable, ciliated walls, which opens at its extremity either by a rosette of several mouths or by a single orifice — the external opening of the segmental organ." In dieser Beziehung kann ich nur konstatieren, daß bei allen von mir untersuchten Exemplaren für jedes Nephridium nur e i n Kanal die entsprechende Papille durchbohrt, und immer nur e i n e einzige äußere Öffnung vorhanden ist.

Schließlich muß ich noch eine Zeichnung BOURNE's[22] besprechen, einen idealen Längsschnitt durch ein Nephridium einer Polynoïde. Die Lage der Vesicula (= Nephridialsack) ist eine ganz andere, als sie mir jemals entgegengetreten ist, dieselbe liegt unmittelbar hinter der Einmündung des Kanals der Nephridialpapille (von außen gesehen). Außerdem habe ich niemals ein Bild gewinnen können, welches den wulstigen Trichter zur Anschauung gebracht hätte, den der englische Forscher abbildet.

Faßt man die Resultate, soweit sie sich durch die anatomische Untersuchung herausgestellt haben, kurz zusammen, so ergiebt sich folgendes:

1. Die Nephridien der Polynoïden sind in ihrer einfachsten Form beiderseits offene, schlauchförmige Organe; sie folgen damit einem häufig unter den Polychäten auftretenden Typus. Ihr inneres proximales Ende durchbohrt das Dissepiment, welches das betreffende Segment, in welchem das Organ liegt, von dem nächstvorderen trennt. Die äußere Öffnung befindet sich an der Spitze einer neural gelegenen Papille, welche am Hinterrande des entsprechenden Segmentes entspringt.
2. An jedem Nephridium ist zu unterscheiden: der Trichter, der innere absteigende Nephridialschenkel, der Nephridialsack, der äußere Nephridialschenkel, die Nephridialpapille.

3. Jedes Nephridium hat Anteil an zwei aufeinanderfolgenden Segmenten.
4. In einem Segment giebt es nur ein Paar Nephridien.
5. Jedes Nephridium hat nur eine äußere Öffnung (gegen HASWELL).
6. Die Nephridien kommen in allen Segmenten vor, außer in den vier ersten und dem letzten; sie sind in ihrem Bau in den einzelnen Segmenten verschieden; auch zeigen die der rechten Seite geringe Abweichungen von denen der linken.
7. Die vier vorderen (einfacher gebauten) sind von den übrigen (komplizierter gebauten) hinteren Nephridien zu unterscheiden.
8. Die Form der vorderen Nephridien, sowie aller Nephridien bei sehr jungen Tieren stimmt überein: sie ist die primäre. Die Form der hinteren Nephridien vor und während der Geschlechtsreife ist eine secundäre.
9. Die Nephridien bestehen aus zwei Zelllagen, einer inneren epithelialen und einer äußeren peritonealen.
10. Die einzelnen Formelemente der inneren Zelllage sind wahrscheinlich Wimperzellen; an verschiedenen Regionen der Organe zeigen dieselben ein differentes Verhalten.

Welche Funktion, oder besser welche Funktionen die Nephridien zu erfüllen haben, das ist schon lange eine Streitfrage zwischen den Annelidenforschern gewesen, und bezüglich der Polynoïden finden sich in der vorhandenen Litteratur darüber nur Notizen, welche Vermutungen enthalten. Manche Forscher meinen, es seien Exkretionsorgane, andere, sie besorgen die Ausfuhr der Geschlechtsprodukte, wieder andere verbinden beide Funktionen; und doch hat noch niemand Geschlechtsprodukte in ihnen gesehen, außer HASWELL [19], welcher Spermatozoen bei mechanischem Druck auf das Tier durch die Öffnung der Nephridialpapille austreten sah. Er schließt daraus, daß auch die weiblichen Geschlechtsprodukte auf diesem Wege ihre Entleerung finden. GRUBE [9] fand an den Nephridialpapillen opake Massen vor, welche er für Sperma zu erklären berechtigt zu sein glaubt. M. SARS [24] dagegen war der

24) SARS, M., „Zur Entwickelung der Anneliden". In: „Archiv für Naturgeschichte", gegründet von A. F. A. WIEGMANN. Berlin 1845. I. Bd.

Meinung, daß die Geschlechtsprodukte durch besondere Öffnungen der Rückenwand austreten; er giebt auch eine Zeichnung von Polynoë cirrata, deren Rücken mit Massen von Eiern bedeckt ist; eine genauere Angabe, wo diese Austrittsöffnungen zu finden seien, ist aber nicht zu entdecken. KALLENBACH[8] schließt sich der Ansicht HASWELL's an, hat aber keinen anderen Grund dafür, als den, daß er keine anderen Öffnungen in der Leibeswand finden konnte. Für die Capitelliden hat aber in neuester Zeit EISIG überzeugend nachgewiesen, daß deren Nephridien als Exkretionsorgane fungieren; es ist ihm sogar gelungen, Guanin in den Konkretionen derselben nachzuweisen; — und doch muß ich einen Schluß daraus, der für alle Polychäten gelten sollte, für gewagt halten.

Da ich an lebendem Material keine Untersuchungen anstellen konnte, muß ich mich damit begnügen, aus den anatomischen und histologischen Befunden die möglichen Schlußfolgerungen zu ziehen. Selbstverständlich muß dabei auch der Inhalt der Organe in Betracht gezogen werden, und dieser läßt, besonders wenn man die verschiedenen Stadien vergleicht, schon weitgehende Folgerungen zu.

Was die Histologie der Nephridien betrifft, brauche ich nur darauf hinzuweisen, daß die Nephridien aus einer einfachen Schicht von Wimperzellen bestehen, welche nach der Leibeshöhle zu von einer dünnen Peritoneallamelle überzogen ist.

Hinsichtlich der Umgebung der Nephridien ist besonders hervorzuheben, daß die inneren Öffnungen der hinteren Paare den Geschlechtsballen gegenüber liegen, und daß eine Kommunikation zwischen ihrem Inhalt und dem der Leibeshöhle möglich ist. Der Inhalt des jedesmaligen Segmentes, in welches die Trichteröffnung hineinsieht, besteht aus der Leibesflüssigkeit, lymphoïden Zellen, Geschlechtsprodukten, Eiern und Sperma. (Letztere natürlich nur in der Zeit der Geschlechtsreife.) Innerhalb der Nephridien können sich also solche einzellige Elemente befinden, ebensogut wie sie in der Leibeshöhle flottieren. Außerdem können aber auch noch andere Elemente vorhanden sein, welche mit jenen nichts zu thun haben, sondern Eigenprodukte der Nephridien darstellen. Durch die äußere Mündung der Organe ist die Möglichkeit geboten, daß dieselben nach außen entleert werden.

Ich kann nun als thatsächlich konstatieren, daß ich diese Elemente, welche in der Leibesflüssigkeit sich umherbewegen können, auch innerhalb der Höhlung der Nephridien gefunden

habe. Einerseits traten bei Männchen große Haufen Sperma in der Höhlung auf, andererseits fanden sich bei Weibchen Eier in derselben, im Begriff, auf diesem Wege in die Außenwelt zu gelangen, und zwar sowohl einzeln, als in Ballen.

Als drittes Formelement fanden sich noch eigenartig gestaltete Körperchen, einzeln und in Ballen, welche ein ganz eigentümliches Verhalten den Färbemitteln gegenüber zeigten. Trotzdem es mir bis jetzt nur an einem Exemplare gelang, sie als sicher zu konstatieren, halte ich den Fund für einen der wichtigsten.

Die Körperchen und Ballen, welche sich bei einem jüngeren Exemplare von Harmothoë villosa zeigten (dasselbe war noch nicht geschlechtsreif), haben große Ähnlichkeit mit den Körperchen, welche Eisig [1] bei den Capitelliden aufgefunden hat und als „Konkretionen" bezeichnete. Ich acceptiere diesen Ausdruck, ohne damit die Identität der Entstehung oder der chemischen Zusammensetzung behaupten zu wollen. — Vielleicht sind sie es, welche von Haswell als gelbe Körnchen in den Wänden der Nephridien angesprochen wurden. — Das Exemplar, welches die Konkretionen aufwies, war einer besonderen Färbemethode unterzogen worden. Dasselbe lag zwei Tage in Boraxkarmin (alkoholisch n. Grenacher), wurde dann $2^1/_2$ Tag mit Pikrokarmin (Weigert) und dann wie die übrigen Exemplare mit salzsaurem Alkohol etc. behandelt. Die Konkretionen treten sowohl an den äußeren Mündungen der Nephridien als in deren Schenkeln und Säcken auf, niemals habe ich sie in der Leibeshöhle gefunden. Sie liegen häufig frei in der Höhlung, oft auch an deren Wänden in Protoplasmaballen eingehüllt. Immer hatten sie eine lebhafte Karminfärbung angenommen, welche oft ins Bläuliche spielte. Die einzelnen Stückchen haben eine eigentümliche Form, so daß man an krystallinische Struktur denken könnte. Bald besaßen sie die Gestalt eines Rechteckes, bald die eines T-Trägers. Der äußere Rand dieser Elemente ist weniger dunkel gefärbt, oft ganz blaßrot und durchscheinend, während die innere Partie entweder ganz tiefrot oder schwarz erscheint. Die größeren Ballen zeigen übereinstimmende Färbung und sind aus einer Menge kleiner Kügelchen zusammengesetzt. Der Durchmesser der Konkretionen beträgt 0,008 bis 0,015 mm.

Der Umstand, daß ich solche Konkretionen gleich bei den ersten Untersuchungen bei der vergleichweise herangezogenen „Polynoë areolata" vorgefunden, hatte mich dazu veranlaßt, immer und immer wieder darauf zu achten, ob solche bei nordischen Polynoïden nicht auch zu finden seien. Monatelang kam mir aber

kein Schnitt vor Augen, an dem ich sie hätte konstatieren können, und schon glaubte ich das Fehlen derselben bei ihnen annehmen zu dürfen, als mir kurz vor Abschluß der mikroskopischen Untersuchungen das eine Exemplar unter die Hände geriet, welches dieselben unzweifelhaft aufweist. Daß die Konkretionen sowohl in ihrer Form mit denen der Polynoë areolata übereinstimmen, wenigstens die einzelnen Körperchen, als auch daß sie sich den Färbungsverhältnissen nach gleich verhalten, läßt den Schluß zu, daß sie bei beiden Formen gleichen Ursprungs sind und diesen denselben Funktionen verdanken. Darauf scheint auch hinzuweisen, daß sie sich an denselben Orten finden, und beide Individuen in demselben Entwickelungsstadium sich befinden. (Bei „Polynoë areolata" zeigte sich noch nirgends Sperma in den Nephridien; die Harmothoë villosa war dagegen ein Weibchen.)

Die allgemeinen Funktionen der Nephridien.

Die allgemeinen Funktionen der Nephridien lassen sich nach obigem leicht ableiten.

Der anatomische und histologische Bau des Trichters erscheint ganz besonders dazu geeignet, geformte und ungeformte Elemente der Leibesflüssigkeit aufzunehmen, seien es Teile derselben, Lymphzellen, Spermatozoen oder Eier. Sind Cilien an den Lippen des Trichters vorhanden, so werden dieselben vermittelst ihrer Bewegung einen Strudel hervorrufen, welcher eine Strömung erzeugen muß, die alle einzelligen, in der Leibesflüssigkeit schwimmenden Elemente der Höhlung der Nephridien zuführen muß. Abgesehen davon, daß eine solche Strudelbewegung stattfände, muß aber jede Kontraktion der Quermuskeln, jede Kontraktion der Ringmuskulatur durch mechanischen Druck den Inhalt der einzelnen Segmente in die ihnen zugewandten Trichterhöhlen befördern; auch die neuralen und hämalen Längsmuskeln können dabei Hilfe leisten; — eine Wimperbewegung an den Wänden würde dabei nur förderlich sein. Ob die Muskelfasern der Nephridialpapillen dabei einen Einfluß üben, kann ich nicht angeben.

Das Ergebnis der histologischen Untersuchungen der Nephridien giebt die Berechtigung zu der Vermutung, daß durch Diosmose Elemente der Leibesflüssigkeit, welche die Nephridien innerhalb der Segmente umspült, wenn auch in veränderter Form (s. Thätigkeit der Zellen), in ihre Höhlung gelangen, um von da nach außen befördert zu werden. Die histologischen Verhältnisse

geben jedoch nicht bloß eine Berechtigung zu einer solchen Vermutung, sondern erscheinen mir gerade als Beweis dafür; und das um so mehr, als ich die Konkretionen nur als Abscheidungsprodukte der Nephridialwände ansehen kann. Darum sehe ich mich veranlaßt, (in Übereinstimmung mit Eisig und Meyer) den Satz auszusprechen: daß die Nephridien der Polynoïden nicht bloß fertige Stoffe ausführen, welche in der Leibeshöhle ihre Produktion gefunden haben, sondern auch solche, welche ihre eigenen Wände absonderten.

Ich habe dies vorausgeschickt, um eine Grundlage für die Beurteilung der speziellen Funktionen der Nephridien zu gewinnen. Zunächst will ich diese bezüglich der „vorderen" Nephridien klarstellen.

Nach den anatomischen Befunden, welche sich hinsichtlich dieser herausgestellt haben, können dieselben nur die Aufgabe übernehmen, solche Stoffe auszuführen, welche von dem Peritoneum der Leibeswand und der angrenzenden Organe abgeschieden worden und in die Leibesflüssigkeit geraten sind. Die Histologie zeigt aber, daß die Nephridien auch befähigt sind, abzusondern, also Stoffe der Leibeshöhle und eigenen Inhalt (vermutlich durch Diosmose) zu verarbeiten und dieselben, nachdem sie solche in Form von Ballen oder krystallinischen Körperchen ausgeschieden haben, der Außenwelt zu übermitteln.

Es kommt also den vorderen Nephridien einerseits eine Thätigkeit zu, welche im Abscheiden unbrauchbarer, zersetzter Stoffe besteht, und andererseits eine ausführende Thätigkeit hinsichtlich der ausgeschiedenen Konkretionen und aller einzelligen Elemente, welche innerhalb der Leibesflüssigkeit flottieren. Besonders betone ich, daß Eisig die beschriebenen Konkretionen wohl in den Wandungen gefunden hat, daß es ihm jedoch niemals vorgekommen ist, solche in der Höhlung der Organe zu konstatieren.

So einfach es ist, aus den allgemeinen Funktionen der Nephridien auf die speziellen der vorderen Paare zu schließen, um so verwickelter gestalten sich die Verhältnisse bezüglich der hinteren Paare.

Bei der Beurteilung der funktionellen Verhältnisse der hinteren Nephridien kann man von vornherein drei Stadien unterscheiden. Man wird sich fragen müssen, welche Aufgabe haben die Nephridien vor der Zeit der Geschlechtsreife, zweitens während

der Ausfuhr der Geschlechtsprodukte, drittens nach Vollendung der Geschlechtsthätigkeit. Zwischen der Thätigkeit der hinteren Nephridien vor der Zeit der Geschlechtsreife und derjenigen der vorderen Paare ist ein Unterschied nicht nachzuweisen; sie scheiden ebenso Konkretionen ab wie diese und führen dieselben samt den einzelligen Elementen, welche die Leibeshöhle bevölkerten, nach außen.

Die äußeren Veränderungen, welche mit den hinteren Nephridien vorgehen, sobald die Zeit der Reife naht, die bauchigen Anschwellungen der Nephridialsäcke deuten darauf hin, daß mit dieser Periode wohl eine Änderung in ihrer Thätigkeit eintreten wird. Dies ist auch thatsächlich der Fall. Sobald sich die Geschlechtsprodukte von ihrem mütterlichen Lager losgelöst haben und ihren peritonealen Überzug sprengten, der sie in Ballen zusammenhielt, beginnen sie, sei es Sperma, seien es Eier, in der Leibesflüssigkeit zu flottieren. Sie werden durch den Strudel, welchen die Cilien des Trichters verursachen, in dessen Höhlung geleitet, und jede Bewegung des Körpers trägt dazu bei, diese Elemente in den Nephridien vorwärtszudrängen, d. h. nach außen zu befördern. Und nicht bloß einzeln gelangen die Eier in die enge Höhlung, sondern ganze Haufen werden gleichzeitig durch die Leitwege geführt, und dabei nehmen sie eine gestreckte, elliptische Gestalt an, meist mit einer schmäleren Rundung nach vorn gerichtet.

Solange dieser Vorgang dauert, ist die Abscheidung der drüsigen Epithelwandung sistiert, nicht ein einziges Körnchen der Konkretionen ist zu entdecken; nachdem vor Beginn der Ausfuhr von Geschlechtsprodukten wohl eine gesteigerte Thätigkeit in dieser Richtung stattgefunden hat. Ob damit die Einschnürungen und Anschwellungen der Nephridialsäcke in Zusammenhang stehen, muß dahingestellt bleiben; — dieselben mit dem Durchtritt der Geschlechtsprodukte in Verbindung zu bringen, scheint mir unmöglich.

Ob die Geschlechtsprodukte während der Bewegung durch die Nephridien eine stoffliche Veränderung erfahren, ist nicht zu entscheiden, doch möchte ich das bezweifeln, nachdem E. Meyer [16] betreffs der Terebelliden der Ansicht ist, daß dies nicht stattfindet.

Ist nun die Zeit der Ausfuhr von Geschlechtsprodukten vorüber, so hört von selbst diese Funktion auf; ihr Zusammenschrumpfen, die Annahme der einfachen ursprünglichen, schlauchförmigen Gestalt deutet das Zurückverfallen in den alten Zustand an, und es ist wohl anzunehmen, daß sie auch die alten Funktionen

des Abscheidens und Ausführens unbrauchbar gewordener Stoffe bewirken, obwohl es mir nicht gelungen ist, an den wenigen Exemplaren, welche sich in diesem dritten Stadium befanden, die Konkretionen nachzuweisen.

Bezüglich der hinteren Nephridien bleibt aber immer zu betonen, und darin liegt der große Unterschied zwischen ihnen und den vorderen Paaren, daß sie, die ursprünglich Nierenorgane sind, während der Periode der Ausfuhr von Geschlechtsprodukten diese Hauptfunktion aufgeben und zu Leitungswegen für die Eier und die Spermatozoen werden: also als Ovidukte, resp. als Vasa deferentia dienen. Ebenso gewiß dürfte es wohl sein, daß sie ihre ursprünglichen Funktionen nach diesem Akt der Geschlechtsthätigkeit mit der ursprünglichen Form wieder aufnehmen.

Die hinteren Nephridien unterscheiden sich also von den vier vorderen Paaren, welche immer nur Nieren sind, durch den Funktionswechsel.

Daß für die Funktionsfähigkeit der Nephridien Kontraktilität nicht in Anspruch genommen zu werden braucht, leuchtet wohl ein, und diejenigen, welche ihnen diese Eigenschaft zuschreiben, dürften aus der Annahme, daß sie Geschlechtsprodukte ausführen, darauf geschlossen haben; doch findet sich in keiner Zeichnung eine Andeutung einer Muskelfaser.

Fassen wir zum Schlusse die Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen zusammen, so findet sich folgendes:

1. Alle Nephridien funktionieren als Nieren. Sie führen Elemente der Leibesflüssigkeit und die von ihren Wandungen abgeschiedenen Konkretionen aus; dies sind die „primären Funktionen“.
2. Die „vorderen Nephridien“ haben nur die „primären Funktionen“.
3. Die „hinteren Nephridien“ sistieren ihre Nierenthätigkeit während der Zeit der Geschlechtsthätigkeit.
4. Die „hinteren Nephridien“ haben während der Geschlechtsreife die Aufgabe, die Geschlechtsprodukte, Sperma und Eier auszuführen (sekundär).
5. Die „hinteren Nephridien“ unterliegen also einem „Funktionswechsel“.
6. Die Geschlechtsprodukte werden nicht durch die Thätigkeit der Nephridien, sondern hauptsächlich durch Kontraktionen der umgebenden Muskeln nach außen befördert.

Litteraturverzeichnis.

BEHRENS, W., Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten. Braunschweig, 1887 (15).

BOURNE, A. G., „Certain points in the anatomy of Polynoina and on the Polynoë (Lepidonotus, LEACH) clava of MONTAGU", in: „The Transactions of the Linnean Society of London", 2nd Ser. Zoology. Vol. II, Part 7, September 1883 (22).

CLAPARÈDE, EDOUARD, Les Annélides Chaetopode du Golfe de Naples. Genève et Bâle, 1868 (3).

CLAUS, C., Lehrbuch der Zoologie. Marburg und Leipzig, 1885, III. Aufl. (23).

EHLERS, ERNST, „Die Borstenwürmer". Leipzig 1864—1868 (18).

EISIG, HUGO, „Monographie der Capitelliden", in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel" Bd. XVI, 1887, (1).

GRUBE, E., „Bemerkungen über die Familie der Aphroditeen", im 53. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur 1875. Breslau 1876 (9).

HANSEN, G. ARMAUER, „Anneliden" in: Nyt Magasin for Naturvidensk. Bd. 27 og 25, (12).

HANSEN, G. ARMAUER, „Annelida", Christiania, in: Norske Nordhavs Expedition, Zoology 1876/78 (13).

HASWELL, W. A., M. A. B. Sc. Sydney, „A monograph of the Australian Aphroditea", in: The Proceedings of the Linn. Soc. of N. S. Wales", 1883, Vol. VII (20).

HASWELL, W. A. „On the segmental organs of „Polynoë", in: „Zoologischer Anzeiger", 1882, V, No. 123 (CARUS), (9).

HORST, R., Die Anneliden, gesammelt während der Fahrten des Schooners William Barrents 1878/79. Im Supplementband I des niederländ. Archivs für Zoologie. Leyden - Leipzig, 1881/82. (Zur Vergleichung der Systematik.)

HUXLEY, „The anatomy of the invertebrated animals". („Anatomy of Polynoë squamata") (21).

KALLENBACH, E., „Über Polynoë cirrata", O. Fr. MLLR. Ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna der Kieler Bucht. Inaugural-Dissertation. Eisenach, 1883 (8).

LANKESTER, E. RAY, „Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ layers", in: Qu. Journ. Micr. Sc. (2), Vol. 17, pag. 399—454, T. 25, 1877 (2).

LEVINSEN, G. M. R., „Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetograthi og Balanoglossi", in: „Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren" i. Kjöbenhavn, 1882/83 (10).

MALMGREN, A. J., „Nordíska Hafs Annulater", in: Öfversigt af kongl. Vetenskaps-Academiens Förhandlingar". Stockholm, 1866/1868 (7).

MEYER, EDUARD, „Studien über den Körperbau der Anneliden", in: „Mitteilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel", Bd. VII, Heft 4 (16).

OERSTED, a) Grönländ. Annul. Dorsibranchiata.
b) Annul. Danic. conspectus (5).

QUATREFAGES, M. A. Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Paris, 1865 (4).

SARS, M., „Zur Entwickelung d. Anneliden", in: „Archiv für Naturgesch.", gegründet von A. F. A. WIEGMANN, Berlin, 1845, I. Bd. (24).

SARS, M., Forh. Vid. Selsk. Christiania, 1872 (14).

SAVIGNY, JUL. CÉS., „Système des Annnélides, principalement de celles de l'Egypte et de la Syrie", in: „Description de l'Egypte", Tom. 21, 1826. Im Auszug zu finden in: „Isis, von OKEN", 1832 (6).

THÉEL, H. J., „Les Annélides polychaetes de mers de la Nouvelle-Zemble (1878)", in: „Kongl. Svenska Vetenskaps-Academiens Handlingar", Bd. 16, No. 3, Stockholm 1879 (11).

WILLIAMS, „On the segmental organs of Annelids", in: Phil. Trans. 1858 (17).

Erklärung der Tafel II und III.

I. Elytre von Harmothoë villosa.

II. Randpartie einer Elytre von Harmothoë villosa. (Zeiß D, 4.)

III. Kopf von Harmothoë vittata.

IV. Ein Stachel auf einer Elytre derselben.

V. Harmothoë villosa. Medianschnitt. Darm, Pharynx, Längs- und Quermuskeln, Strahlenmuskeln und Stützborsten sind entfernt. *a—c* im 5.—8. Segment die vordern Nephridien, in den folgenden die hintern. Rechte Seite.

VI. Der Nephridialtrichter zwischen dem 16.—17. Segment. *o. l.* Oberlippe, *u. l.* Unterlippe, *dis.* Dissepiment, *i. nephr. schl.* = Innerer Nephridialschenkel.

VII. Harmothoë villosa. 4.—9. Segment von der Neuralseite gesehen. *nephr. p.* = Nephridialpapille. Rechte Seite.

VIII. 9.—11. Segment der linken Seite geöffnet, die neuralen Längsmuskeln sind abgetragen. *nephr.* = Nephridium.

IX. Ein schräger Schnitt, den Durchtritt des Nephridiums durch die Papille zeigend.

X. Eier, welche den äußeren Nephridialschenkel passieren. 200/1.

XI.—XIII. Verschiedene Querschnitte durch Nephridien. *dis* = Dissepiment, *ccr.* = Konkretionen.

XIV. a) Bauchborste von Harmothoë imbricata.
b) „ „ „ villosa.

XV. Vergrößerung 200/1. Zusammensetzung von Pharyngealtasche und Dissepiment. *diph.* = Pharyngealtasche, *dis.* = Dissepiment, *cut.* = Cuticula, *hyp.* = Hypodermis, *tr. m.* = Transversalmuskel.

XVI. Längsschnitt 300/1. *tr. e.* = Trichterepithel, *i. nephr. schl.* = Innerer Nephridialschenkel.

XVII. Konkretionen.

XVIII. Querschnitt eines Nephridiums aus der Trichtergegend. *nz.* Epithelzellen, *sp.* Sperma, *r. v. C.* Reste der Cilien, *dis.* Dissepiment. 300/1.

XIX. Diagramm aus der Region des Pharynx (s. Erklärung im Text).

Experimentelle Untersuchungen über den Einfluſs des Kerns auf das Protoplasma.

Von

Dr. **Bruno Hofer,**
Assistent am zool. Institut in München.

Hierzu Tafel IV und V.

Bekanntlich hatte der Zellkern in der zu so allgemeiner Anerkennung gelangten Protoplasmatheorie MAX SCHULTZE's nur eine untergeordnete Rolle gespielt, und der Sitz sämtlicher Lebensfunktionen der Zelle war allein in das Protoplasma verlegt worden; ein begreiflicher Irrtum, solange damals in vielen und großen Tiergruppen, wie z. B. den Foraminiferen, ein Zellkern nicht überall aufgefunden werden konnte.

Je mehr aber in der Folge durch die modernen histologischen Methoden der Nachweis des Zellkerns gelang, und seine allgemeinste Verbreitung im Tier- und Pflanzenreich bewiesen wurde, um so mehr fiel seine Wichtigkeit in die Augen; und selbst HAECKEL, welcher in der von ihm aufgestellten Gruppe der Moneren noch das Fehlen eines Zellkerns behauptet hatte, trat auf Grund der weiten Verbreitung desselben und aus theoretischen Gesichtspunkten zuerst mit Entschiedenheit für die Bedeutung des Kerns ein.

Indessen auch von der Gruppe der Moneren wurden mit der Zeit immer größere Stücke abgebröckelt, und man kann wohl, ohne fehlzugehen, behaupten, daß mit unsern heutigen Färbungsmethoden bei allen Moneren ein Kern zu finden sein müßte, so daß derselbe sämtlichen Tieren zukommen würde.

Es war aber nicht sowohl der Nachweis seiner allgemeinsten Verbreitung, welcher die Erkenntnis von der Wichtigkeit des Kerns im Leben der Zelle begründete, als vielmehr die große Rolle, welche derselbe nach den klassischen Untersuchungen Bütschli's, Strasburger's u. a. bei der Zellteilung zu spielen berufen ist, und noch mehr sein hervorragendster Anteil an der Befruchtung und Vererbung, wie er zuerst von Oscar Hertwig aufgedeckt wurde.

Besteht nach den fundamentalen und von allen Seiten bestätigten Untersuchungen dieses Forschers das Wesen der Befruchtung und Vererbung in der Vereinigung eines Sperma- und Eikerns, und kann somit der Sitz der Vererbungsenergien nur in den Kernen gesucht werden, so müssen wir daraus den Schluß ziehen, daß der Kern in dem Leben der Zelle auch auf alle diejenigen Funktionen von Einfluß sein muß, welche er später vererbt. Es wäre doch zum mindesten höchst unwahrscheinlich, daß ein Gebilde, welches in dem ganzen Leben der Zelle einen so konstanten Bestandteil derselben darstellt, nur zur Zeit der Fortpflanzung in Aktion treten, dennoch aber der Träger aller elterlichen, vererbbaren Funktionen sein sollte.

Allein so gut begründet die aus den Vererbungserscheinungen abgeleiteten Schlußfolgerungen auch sind, so läßt sich daraus der Einfluß des Kerns auf das Protoplasma doch immer nur in seinen allgemeinsten Umrissen feststellen; das Detail, welche einzelnen spezifischen Funktionen der Zelle nur unter Mitwirkung des Kerns zustande kommen können, das zu ermitteln, bleibt allein der direkten Beobachtung und dem Experiment vorbehalten.

Hierauf bezügliche Untersuchungen sind denn auch bereits in beträchtlicher Anzahl angestellt worden und haben auch schon zu den bemerkenswertesten Resultaten geführt, welche ich hier in Kürze zusammenfassen will.

Einer ausführlichen historischen Darstellung kann ich mich dabei füglich enthalten, da Balbiani in seiner neuerdings publizierten Abhandlung: „Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés“ eine solche bereits geliefert hat. Ich lasse hier nur, um den gegenwärtigen Stand der Frage kurz zu charakterisieren, die bisher teils gesicherten, teils noch zweifelhaften Behauptungen in Kürze folgen, indem ich für die Einzelheiten auf die Originale verweise, überdies im Verlauf meiner Untersuchungen noch genauer darauf zu sprechen kommen werde.

1) Durch die künstlichen Teilungsversuche an Actionosphaerium Eichhornii, Polystomella crispa, Difflugia, Gastrostyla vorax, Stentor coeruleus und polymorphus, Climacostomum virens, Paramaecium, Cyrtostomum leucas, Trachelius ovum, Prorodon niveus ist der zuerst von K. BRANDT[1]) ausgesprochene, hauptsächlich aber von NUSSBAUM[2]) und GRUBER[3]) begründete, von VERWORN[4]) und BALBIANI[5]) bestätigte Satz zur Gewißheit erhoben worden, daß kernlose Stücke einer Zelle sich nicht mehr zu regenerieren imstande sind, sondern daß das Vermögen der Regeneration unter dem Einfluß des Kerns steht, da ausschließlich die kernhaltigen Teilstücke verloren gegangene Körperpartien ersetzen können. Hieraus zog NUSSBAUM den Schluß: „Es scheint somit, als ob zur Erhaltung der formgestaltenden Energie der Zelle der Kern unentbehrlich sei“, und GRUBER: „daß der Kern der wichtigste, daß er der arterhaltende Bestandteil der Zelle ist, und daß man ihm mit Recht die höchste Bedeutung bei den Vorgängen der Vererbung zuschreibt“.

2) Nach den übereinstimmenden Angaben aller Forscher ist das kernlose Teilstück nicht dauernd lebensfähig, sondern fällt einer Desorganisation anheim (BALBIANI), während sich das kernhaltige wie ein normales Individuum verhält und unter geeigneten Existenzbedingungen selbst fortpflanzen kann.

3) Nach den Beobachtungen von SCHMITZ[6]), KLEBS[7]), VERWORN[8]) und BALBIANI[9]) steht die Sekretion unter dem Einfluß

---

1) K. BRANDT, Über Actinosphaerium Eichhornii. Diss. inaug. Halle 1887.

2) NUSSBAUM, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1886.

3) GRUBER, Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biol. Centralblatt, Bd. IV, Nr. 23, p. 717; Bd. V, Nr. 5, p. 137.

Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Berichte der Naturf.-Gesellschaft zu Freiburg, Bd. 1, 1886.

4) VERWORN, Biologische Protistenstudien. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 46, p. 455, 1888.

5) BALBIANI, Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Prém. Part. Recueil Zool. Suisse T. v. Januar 1889.

6) SCHMITZ, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift der Naturf.-Ges. zu Halle, 1879.

7) KLEBS, Über den Einfluſs des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl. VII, Nr. 6, 1887.

8) VERWORN, loc. cit. Nr. 4.

9) BALBIANI, loc. cit. Nr. 5.

des Kerns, da nur die kernhaltigen Stücke einer Zelle bei den Pflanzen eine Cellulosemembran, bei den Tieren ein Gehäuse oder eine Cuticula abscheiden, die kernlosen aber nicht.

4) Die Bewegungsfähigkeit soll, wie Gruber[1]) angiebt, bei den Infusorien und überhaupt wohl bei den meisten Protozoen durch Entfernung des Kerns nicht alteriert werden. In ähnlichem Sinne äußert sich Balbiani[2]), indem er sagt: „Les fonctions, qui ne sont pas immédiatement atteintes par l'absence du noyau sont: le mouvement ciliaire, qui persiste, mais va en s'affaiblissant graduellement jusqu'à la mort . . . .“

5) Unabhängig vom Kern sind ferner nach Balbiani die Pulsationen der kontraktilen Vakuole, da die letztere in kernlosen Stücken nach der Teilung weiter funktionierte, sich indessen nicht neu bilden konnte.

6) Die Aufnahme von Nahrung und die Defäcation vollziehen sich bei Infusorien ohne die Mitwirkung des Kerns (Balbiani)[3]).

7) Die Funktionen der Verdauung in ihren Beziehungen zum Kern sind bisher noch nicht in den Kreis exakter Experimente gezogen worden. Doch haben zu dieser Frage Gruber und Balbiani bereits Stellung genommen, indem Gruber, gestützt auf seine Beobachtungen an Actinophrys sol, für die Einflußlosigkeit des Kerns auf die Ernährung eintrat, während Balbiani sich unbestimmter ausdrückt. So sagt derselbe[4]): „Les fonctions, qui sont influencées (nämlich vom Kern) d'une manrièse douteuse, sont la digestion et l'assimilation.“ Er zieht dagegen aus der Lebensunfähigkeit kernloser Stücke den Schluß, daß der Kern auch bei den trophischen Funktionen des Plasmas eine Rolle zu spielen scheint.

Aus dieser kurzen Zusammenstellung ersehen wir, daß fast alle elementaren Funktionen des Protoplasmas in ihren Beziehungen zum Kern in den Kreis der Beobachtung gezogen sind, welche auch bereits einige höchst wichtige und unumstößliche Resultate namentlich über die Regenerationsfähigkeit zu Tage gefördert hat.

Indessen nicht sämtliche der ermittelten Ergebnisse besitzen den gleichen Wert der Zuverlässigkeit.

---

1) Gruber, Über die Einflufslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachstum der Tiere. Biol. Centralbl. Bd. III, Nr. 19, p. 580.

2) Balbiani, loc. cit. p. 54.

3) loc. cit. p. 54.

4) loc. cit. p. 54.

Wissenschaftlich begründet können wir nur die unter 1), 2) und 3) angeführten Beobachtungen gelten lassen, aus denen sich die beiden Folgerungen ergeben, daß

I. kernloses Plasma nicht dauernd lebensfähig ist;

II. alle plastischen Prozesse nur unter dem Einfluß des Kerns im Protoplasma zustande kommen können.

Nicht in gleicher Weise ausreichend begründet und auch nicht so verallgemeinerungsfähig sind dagegen alle übrigen erwähnten Beobachtungen, hauptsächlich weil die für die Entscheidung dieser Fragen gewählten Objekte, vorwiegend Infusorien, einmal zu spezialisiert sind, dann aber durch den Akt der künstlichen Teilung zu stark pathologisch verändert werden, wie ich noch genauer zeigen werde, um an ihnen den reinen Einfluß des Kerns auf die elementaren Lebensfunktionen des Plasmas studieren zu können.

Eine erneute Untersuchung dieser Fragen an geeigneteren Objekten versprach daher zu gesicherteren Resultaten zu führen, und ich habe mich derselben auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. R. Hertwig, unterzogen, wofür ich demselben wie für die weitere reiche Anregung im Verlauf meiner Arbeit an dieser Stelle meinen wärmsten Dank ausspreche.

Das Objekt, an welchem ich meine Experimente angestellt habe, war hauptsächlich die bekannte Amoeba Proteus.

Während dieselbe für die Untersuchung der Regenerationsfähigkeit viel weniger geeignet ist als die Infusorien, so hat sie doch vor letzteren unbestreitbare Vorzüge. Abgesehen von der größeren Leichtigkeit, dieselbe künstlich zu teilen, werden diejenigen pathologischen Erscheinungen, welche bei den Infusorien infolge der längere Zeit nach der Teilung andauernden direkten Berührung des Wassers mit dem nackten Plasma eintreten, solange die Wundränder noch nicht geschlossen sind, hier gänzlich vermieden. Wie nämlich Balbiani nachgewiesen hat, wird die durch den Schnitt erzeugte Wundstelle nicht mit einer neu gebildeten Cuticula verschlossen, sondern nur dadurch gegen den Eintritt von Wasser geschützt, daß sich die Schnittränder der alten Cuticula aneinanderlegen. Ich führe Balbiani's eigene Worte an [1]):

„Lorsqu'on examine avec soin l'état de la plaie produite par l'instrument tranchant dans un fragment non nucléé, mais bien agile et vivant (environ 24 heures après la section), il semble que celle-ci soit bien cicatrisée par une sécrétion de substance cuti-

1) loc. cit. p. 52.

culaire rétablissant la continuité du tégument à l'extrémité coupée. Le bords de la solution de continuité se rejoignent exactement de manière à protéger le plasma sous-jacent et à la garantir du contact de l'eau. Mais si l'on exerce une legère pression sur le corps de l'animal par l'intermédiaire de la lamelle de verre mince, ou si on laisse le corps s'aplatir par capillarité contre le porte-objet en soustrayant une certaine quantité du liquide qui l'entoure, on observe que les bords de la plaie se disjoignent, s'écartent plus ou moins entre eux et donnent issue au plasma, ce qui amène la mort de l'animal par diffluence. Si l'on fait la même manoeuvre chez un fragment nucléé, même lorsque la troncature produite par la section est encore très prononcée, on peut pousser l'aplatissement du corps beaucoup plus loin sans amener la réouverture de la plaie et la mort par diffluence. Cette différence me semble démontrer que chez le mérozoite nucléé, il se produit une véritable cicatrisation organique de la plaie par sécretion d'une couche nouvelle de substance cuticulaire entre le bords de la solution de continuité, tandis que chez le mérozoite non nucléé la fermeture de celle-ci se fait par un simple accolement de ses bords, d'où leur faible adhérence entre eux et leur séparation facile dans les conditions que nous venons de faire connaître. . . ."

Diese Art des Verschließens der Wunde geht nun nachweisbar so langsam vor sich, daß dem Eintritt von Wasser in das Plasma genügende Zeit gelassen ist. Daß dasselbe dann auch thatsächlich in übergroßen Mengen durch die Schnittwunde eindringt, das beweisen die Erscheinungen, welche mit dem Tode kernloser Teilstücke der Infusorien stets verbunden sind. Es ist jedem Beobachter bekannt, wie bei einigen Infusorien schon wenige Minuten nach erfolgter Teilung die hochgradigsten Verquellungserscheinungen auch an kernhaltigen Teilstücken auftreten, so daß es überhaupt nicht gelingt, bei einigen Spezies, wie Opalina ranarum, Trachelius ovum u. a. m., Regenerationserscheinungen zu beobachten. Bei andern weniger empfindlichen Infusorien, deren kernhaltige Teilstücke sich regenerieren, treten jedoch, wie z. B. bei Cyrtostomum leucas, schon einige Stunden nach der Teilung die ersten Zeichen übermäßiger Wasseransammlung im Protoplasma auf.

Hierüber sagt Balbiani [1]): „C'est d'abord l'apparition de vacuoles plus ou moins nombreuses dans le plasma. Parmi celles-ci

---

1) loc. cit. p. 52.

une ou deux se distinguent souvent par leur plus grand volume. Elles peuvent siéger dans les points les plus divers du corps, le plus souvent dans la partie antérieure, mais elles se déplacent aussi et se retrouvent tantôt au milieu, tantôt dans la partie postérieure. Ces vacuoles doivent leur formation à une imbibition aqueuse lente du plasma à travers la plaie ...."

Diese beginnende Vacuolisation des Plasmas nimmt nun am Ende des ersten und zweiten Tages so zu, daß dasselbe schließlich einem Verquellungsprozeß anheimfällt, welcher bei Cyrtostomum leucas im Durchschnitt nach 3 Tagen zum Tode des kernlosen Teilstücks führt.

Sehr ähnlich sind aber die Absterbungserscheinungen bei allen bisher auf diese Verhältnisse genauer untersuchten kernlosen Teilstücken der Infusorien.

Balbiani hat dieselben als eine Desorganisation des Plasmas aufgefaßt, deren Ursache er in der Aufhebung des Kerneinflusses erblickt. Hierin kann ich diesem Forscher nicht vollkommen beistimmen, insofern als ich zwar zugebe, daß bei Anwesenheit des Kerns möglicherweise das bloßgelegte Protoplasma gegen eine übermäßige Wasserdiffusion resistenter wäre, auch ohne sich durch eine neu zu bildende Cuticula zu schützen; indessen könnte bei den kernlosen Stücken die zum Tode des Plasmas führende Verquellung auch rein nach den physikalischen Gesetzen der Diffusion erfolgen und würde wahrscheinlich bei einem kernhaltigen Teilstück oder einem normalen Infusor ebenso prompt eintreten, wenn man dauernd an einer bestimmten Körperstelle die Cuticula entfernen und das Plasma bloßlegen könnte. Diese Möglichkeit läßt sich experimentell nicht gut feststellen; es ist jedoch bei den kernlosen Teilstücken mit ihr als einer solchen bei Anstellung derartiger Versuche zu rechnen. Wenn dieselbe aber zugestanden werden muß, dann ist es nicht notwendig, daß die an den kernlosen Teilstücken der Infusorien auftretenden Veränderungen reine Folgeerscheinungen der Enucleation sind, sondern auch von pathologischen Momenten beeinflußt werden, durch welche die Wirkungen der Enucleation völlig verdeckt werden können, und deren Tragweite wir jedenfalls vorläufig nicht zu übersehen imstande sind.

Dies ist der Hauptgrund, weshalb ich die Infusorien zu Versuchen über den Einfluß des Kerns auf die meisten fundamentalen Lebenserscheinungen des Protoplasmas mit Ausnahme der Regenerationsfähigkeit für weniger geeignet halte als die Rhizopoden und speziell die Amöben.

Die bei den Infusorien so leicht auftretenden Verquellungserscheinungen lassen sich nämlich bei den Amöben, im besondern bei Amoeba Proteus vollkommen vermeiden. Hier werden, auch wenn der Schnitt mit einem noch so scharfen Skalpell ausgeführt ist, durch den beim Schneiden angewendeten Druck die beiden gegenüberliegenden Ektosarkschichten im Moment des Durchschneidens so fest aufeinander gepreßt, daß sie augenblicklich vollkommen verlöten und infolgedessen auch nicht eine Spur von Entosark austreten, ebensowenig die geringste Wassermenge in das Plasma eintreten kann. Von einer Schnittwunde kann hier also überhaupt nicht gesprochen werden, da oft nur wenige Sekunden nach erfolgter Teilung an der Schnittstelle sofort Pseudopodien lebhaft hervorgetrieben werden, und für eine Vernarbung, wie sie selbst bei kernhaltigen Stücken geteilter Infusorien noch so lange zu bemerken ist, nicht das geringste Anzeichen vorliegt. Infolgedessen sind alle die durch direkte Berührung des Entosarks mit dem Wasser notwendig eintretenden pathologischen Erscheinungen bis zum Tode der kernlosen und kernhaltigen Teilstücke gänzlich ausgeschlossen. Daher war auch die durchschnittliche Lebensdauer von über 100 kernlosen Teilstücken der Amoeba Proteus 9—10 Tage, während dieselbe bei den Infusorien im Mittel nur 3 Tage betrug. In fünf Fällen habe ich sogar am 14. Tage nach erfolgter Teilung die noch lebenden kernlosen Teilstücke abgetötet und mit Reagentien und Färbemitteln ihre faktische Kernlosigkeit bewiesen.

Ein zweiter Grund, weshalb die Amöben zu künstlichen Teilungsversuchen den Infusorien vorzuziehen sind, liegt in der Möglichkeit, bei ersteren relativ sehr große, kernlose Stücke zu erhalten. Während bei den Infusorien entweder die Größe des Kerns, wie z. B. beim Stentor, oder seine Lagerung in der Körpermitte der Abtrennung großer, kernloser Stücke enge Schranken setzt, gelingt es, aus einer Amöbe bei einiger Übung den Kern fast ganz allein mit nur geringen Spuren von Plasma zu entfernen.

Dieser Punkt ist zwar nicht von prinzipieller Bedeutung, indessen doch nicht außer acht zu lassen, weil die Größe der Teilstücke, der kernlosen wie der kernhaltigen, auf die Fähigkeit und Dauer des Lebens zweifellos von Einfluß ist.

Die Teilungsfähigkeit des Protoplasmas besitzt nämlich eine untere Grenze, insofern als das Volumen eines Teilstückes unter ein gewisses Minimum nicht sinken darf, wenn nicht die Dauer

des Lebens einer erheblichen Einschränkung unterliegen soll. Wird dieses Minimum, welches jedenfalls durch ein zum Leben des Plasmas notwendiges und nur in bestimmten Grenzen schwankungsfähiges Verhältnis von Ektosark zu Entosark festgestellt ist, weiter unterschritten, so treten schon nach einigen Tagen, bei genügender Kleinheit der Teilstücke schon nach wenigen Stunden oder Minuten, Verquellungserscheinungen im Plasma auf, welche zu einem frühzeitigen Tode führen. Diese Folgen zeigen sich in gleicher Weise an kernhaltigen sowohl wie an kernlosen Teilstücken, so daß der Einfluß des Kerns hierbei nicht im Spiele sein kann. Dieselben lassen sich aber völlig vermeiden, wenn man zum Experiment nur große Individuen verwertet und das Volumen der kernlosen Teilstücke so bemißt, daß sie an Größe den kernhaltigen entweder gleichkommen oder dieselben wenn möglich übertreffen. Das letztere Größenverhältnis lag bei der überwiegenden Mehrzahl meiner Versuche vor, so daß dieselben auch den durch zu geringe Größe der Teilstücke bedingten Einflüssen gegenüber einwandsfrei sind.

Bevor ich nun zu der eigentlichen Darstellung meiner Untersuchungen übergehe, möchte ich noch einige Worte über die Art und Weise meiner Experimente vorausschicken.

Die künstlichen Teilungen wurden ausnahmslos unter dem Mikroskop mit einer zur Schneide angeschliffenen Nadel ausgeführt unter gleichzeitiger Beobachtung des in seiner jeweiligen Lage sehr leicht erkennbaren Kerns, um danach die Größe der kernlosen und kernhaltigen Teilstücke durch geeignete Schnittrichtung genau bemessen zu können. Sehr wichtig für das weitere Verhalten der Teilstücke ist die sorgfältigste Reinigung der Nadel und ein so scharfer und glatter Schnitt, daß weder Plasmatropfen aus der Amöbe ausgepreßt werden, noch Wassertropfen in dieselbe eindringen können. Die weitere Kultivierung geschieht zweckmäßig in einer Feuchtkammer auf sehr tief und groß ausgeschliffenen Objektträgern, in denen das gut filtrierte Wasser 2—3mal täglich gewechselt werden muß, um ein Überhandnehmen von stets auftretenden Spaltpilzen möglichst zu vermeiden und auch den verbrauchten Sauerstoff rechtzeitig zu ersetzen.

Zwar ist Amoeba Proteus gegen Sauerstoffmangel nicht derartig empfindlich, wie es nach ZOPF[1]) die meisten Amöbenzu-

1) ZOPF, Die Pilzthiere o[illegible]lze, p. 85.

stände der Myzetozoen sind, welche infolge von Sauerstoffentziehung zuweilen schon nach 2—3 Stunden ihre Ingesta entleeren und dann zerfallen. Nach Versuchen, welche ich mit Amöba Proteus angestellt habe, indem ich dieselben teils in vorher gekochtem, teils ungekochtem Wasser unter dem Deckgläschen kultivierte, nachdem dessen Ränder mit Öl verstrichen waren, entleerten dieselben ihre Nahrungsballen nicht, sondern starben mit denselben im Verlauf von 12—24 Stunden unter Verquellungserscheinungen des Protoplasmas.

Ich hebe diese relative Unempfindlichkeit der Amoeba Proteus gegen Sauerstoffmangel hier besonders hervor, weil dieselbe bei den später zu beschreibenden Versuchen über den Einfluß des Kerns auf die Verdauung für die Beurteilung gewisser Erscheinungen von Bedeutung sein wird.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen über die Bedingungen der künstlichen Teilungsexperimente gehe ich zu der genaueren Darstellung meiner Versuche über und bespreche der Reihe nach den Einfluß des Kerns

1) auf die Bewegung,
2) auf die Verdauung,
3) auf die Funktionen der kontraktilen Vacuole.

1. Über den Einfluß des Kerns auf die Bewegung.

Obwohl die Bewegung der Amöben schon so oft beschrieben worden und in ihren Grundzügen allgemein bekannt ist, hat mich eine erneute Untersuchung derselben speziell bei der Amoeba Proteus doch noch auf einige bisher nicht genügend gewürdigte Erscheinungen aufmerksam gemacht, die das Gesamtbild der so wechselvollen Bewegungsformen vervollständigen, deren genaueste Kenntnis aber erforderlich ist, um den Einfluß des Kerns auf dieselben richtig zu beurteilen.

Die Form, unter der sich bei den Amöben die Bewegung dem Auge verrät, ist bekanntlich das sogenannte „Fließen" des Protoplasmas. Die Schnelligkeit desselben oder die Intensität der Bewegung ist in den einzelnen Spezies verschieden, so daß man langsam und schnell bewegliche Formen unterscheiden kann. Die Ursache dafür ist in dem jeder Zelle eigentümlichen Chemismus, als der treibenden Kraft für die Bewegung, zu suchen und nicht allein in der verschiedenartigen Konsistenz des Protoplasmas, wie dies zuweilen angenommen worden ist. Dabei soll nicht bestritten

werden, daß mit derselben motorischen Kraft konsistenteres Plasma schwerer in Bewegung zu setzen sein wird als flüssigeres; nur der umgekehrte Schluß von dem Kohäsionsgrad auf die Bewegungsintensität ist unstatthaft.

Die Amoeba Proteus gehört nun zu der mit mehr zähflüssigem, nicht vakuolisiertem Protoplasma ausgestatteten Amöbengruppe, das Maximum ihrer Bewegungsintensität hat eine Ortsveränderung von 0,2 mm in der Minute zur Folge. Die Bewegung bleibt im allgemeinen eine gleichmäßige, die Ruhepausen sind fast stets kurz und gehen selten über wenige Minuten hinaus. Die Form der Pseudopodien ist stets fingerförmig oder lappig, und ihre Länge ist ebenso wie ihre Anzahl außerordentlichen Schwankungen unterworfen. Oft ist der ganze Körper in 3—4 sehr lange Pseudopodien nach den verschiedensten Richtungen des Raums hin ausgezogen, so daß man einen von denselben abgesetzten, massigeren Körper überhaupt nicht zu unterscheiden vermag (cf. Fig. 16). Oft gehen von einem massigen, dicken Leib 40—50 kurze fingerförmige Läppchen ab (cf. Fig. 17), und zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Übergänge, wie am besten die Fig. 1a—9a zeigen. Oft kann man dagegen überhaupt von Pseudopodien kaum sprechen, da der Körper eine einheitlich fließende, an den Rändern tiefer oder seichter ausgebuchtete Masse darstellt.

Es ist nun möglich, bei der Amoeba Proteus, ähnlich wie dies schon von der Amoeba radiosa bekannt ist, zwei in ihren Extremen scharf voneinander geschiedene Arten der Bewegung zu unterscheiden, welche ich kurz, die eine als die direkt oder unmittelbar den Ortswechsel vermittelnde, die andere als die indirekt oder mittelbar eine Ortsveränderung bedingende Bewegungsform charakterisieren möchte.

Bei der ersteren, welche allgemein unter der Bezeichnung der Protoplasmaströmung bekannt ist, heftet die Amöbe sich fest an die Unterlage und verteilt ihr Plasma in einer dicken Schicht wesentlich nur in einer Ebene unter verhältnismäßig geringer Oberflächenentfaltung, und indem sie so viel Plasma, als sie an der einen Stelle aussendet, an der andern wieder sofort einzieht, vermittelt sie durch diese Protoplasmaströmung direkt ihren Ortswechsel. Die durch diesen Bewegungsmodus bedingten Gestaltsveränderungen schwanken nur in geringen Grenzen. Der Amöbenkörper ist eine einheitlich fließende Masse mit tiefer oder seichter ausgebuchteten Rändern, und seine kurzen, dicken, stumpflappigen Pseudopodien, die sich nicht scharf vom Körper absetzen, würde

man auch prägnanter als lappige Fortsätze bezeichnen, obwohl eine scharfe Abgrenzung dieser beiden Begriffe naturgemäß unmöglich ist.

Bei dieser Bewegungsart nimmt die Amöbe auch allein Nahrungsbestandteile auf, so daß dieselbe auch gleichzeitig als die zur Ergreifung der Nahrung dienende Bewegungsform bezeichnet werden kann. Das wesentlichste Erkennungszeichen derselben liegt aber, wie schon erwähnt, in dem festen Haften des Plasmas an der Unterlage. Die Kraft, mit welcher dasselbe bewirkt wird, ist nicht unbeträchtlich, da die Amöbe einem seitlich gegen ihren Körper gerichteten Wasserstrom, wie man ihn z. B. mit einer Pipette durch nicht zu heftiges Einblasen erzeugen kann, sehr wohl eine Zeit lang zu widerstehen imstande ist.

Bei dem zweiten, nur mittelbar oder indirekt eine Ortsveränderung erzeugenden Bewegungsmodus klebt sich die Amöbe nicht an den Boden fest, sondern schwimmt entweder frei im Wasser oder ruht, nur ganz leicht auf einige ihrer Pseudopodien gestützt, auf dem Boden und folgt passiv jeder, auch der geringsten Bewegung des Wassers. War vorher das Plasma wesentlich nur in einer Ebene ausgebreitet und nur zu ganz kurzen Lappen ausgezogen, so strahlen jetzt nach allen Richtungen des Raums oft zahlreiche kurze, vom Körper scharf abgesetzte oder auch so lange Pseudopodien aus, daß man von einem eigentlichen „Leib" gar nicht mehr sprechen kann; der ganze Körper ist dann in Pseudopodien ausgezogen. War im ersten Fall die Oberfläche eine verhältnismäßig geringe, so zeigt sie im Gegenteil bei dieser Bewegungsart die Tendenz zu reichster Entfaltung. Infolgedessen wird die Reibung vergrößert, und der Körper vermag jetzt im Wasser schwebend vermittels dieser Oberflächenvergrößerung einen Ortswechsel passiv durch die Strömungen des Wassers zu vollziehen. Bleibt das Wasser in völliger Ruhe, so verändert die Amöbe auch ihren Ort kaum merklich und kann Stunden lang an derselben Stelle liegen bleiben. In gewisser Beziehung vermag die Amoebe allerdings auch hier durch Aussendung von Pseudopodien eine sehr geringe direkte Ortsveränderung hervorzubringen, aber nur dadurch, daß ihr Körper, welcher auf den Pseudopodien balanciert, beim Einziehen und Ausstrecken derselben sich bald nach einer Seite hin senkt, bald auf der anderen hebt und so eine mehr fallende Ortsbewegung zeigt, die einen meßbaren Ortswechsel so gut wie garnicht zur Folge hat.

Infolge der mit diesem Bewegungsmodus verbundenen reichen Oberflächenentfaltung erscheint derselbe auch zur Aufnahme von Sauerstoff am geeignetsten und kann daher gleichzeitig als die zur Atmung dienende Bewegungsform bezeichnet werden Ihr wesentlichster Unterschied aber gegenüber der zuerst geschilderten Bewegungsart liegt in dem Mangel des festen Haftens an der Unterlage.

Eine normale Amöbe ist nun imstande, jede der beschriebenen Bewegungsformen beliebig nacheinander einzuschlagen. Der fortwährende Wechsel derselben bedingt es natürlich, daß sich zwischen den Extremen alle Übergangsformen finden, daß man z. B. Amöben trifft, die aus der frei flottierenden reich verästelten Form im Begriff sind, sich an den Boden zu heften, daß hingegen ebenso häufig kontrakte, am Boden klebende Tiere sich loszulösen beginnen und in derselben Gestalt, ohne sofort ihre Oberfläche zu vergrößern, eine Zeit lang liegen bleiben und jeder Bewegung des Wassers folgen.

Der soeben geschilderte Unterschied der beiden Bewegungsarten führt uns nun zu der wichtigen Frage: Wie kommt das Anheften der Amöbe zustande?

Die, wie mir scheint, am nächsten liegende Erklärung ist die Annahme, daß die Amöbe, um an der Unterlage haften zu können, ein klebendes Sekret ausscheidet, allerdings in so dünner Schicht, daß dasselbe mit unsern disponibeln Vergrößerungen nicht mehr wahrzunehmen ist.

Wir können aber einen derartigen Klebestoff aus der Thatsache entnehmen, daß sich beim Kriechen der Amöbe im Schlamm sehr häufig allerhand kleine zerfallene Pflanzenreste oft so fest an die Oberfläche ankleben, daß man Mühe hat, dieselben loszulösen. Streckt die in reines Wasser übertragene Amöbe sich aber und sendet ihre langen Pseudopodien aus, dann fallen die Schlammpartikelchen ganz von selbst ab.

Einen zweiten Grund für meine Annahme entnehme ich aus der beim Kriechen der Myzetozoenplasmodien beobachteten Erscheinung, daß dieselben auf der Unterlage einen deutlich sichtbaren, schleimartigen Stoff hinterlassen, in welchem die verschiedensten aus dem Körper ausgeschiedenen unverdaulichen Körper abgelagert werden.

Die Annahme eines derartigen Klebestoffs als Hilfsmittel der Bewegung mit aktiver Ortsveränderung auch bei den tierischen

Amöben dürfte sonach nicht ohne thatsächliche Anhaltspunkte und damit statthaft sein.

Nachdem ich hiermit die Bewegungserscheinungen der Amoeba Proteus der Hauptsache nach geschildert habe, gehe ich zu der Untersuchung über, inwieweit der Kern auf die Bewegung von Einfluß ist. Ich werde dabei zunächst an einem typischen aus der Reihe meiner Versuche ausgewählten Beispiel die bei der Teilung zu Tage tretenden Erscheinungen genauer schildern und lasse dann einen Teil meiner Versuchsprotokolle in tabellarischer Anordnung folgen.

Eine ganz besonders große Amoeba Proteus, welche sich, auf einem Objektträger isoliert, nach einiger Zeit angeklebt hatte und in gedrungener Gestalt, wie Fig. 1 (a und b) zeigt, lebhaft fließend fortbewegte, wurde durch einen scharfen, kurzen Schnitt in ein kernhaltiges und ein kernloses Stück geteilt, so daß das letztere etwa $^1/_3$ größer war als das erstere. Sogleich lösten sich beide Teilstücke von der Unterlage ab, zeigten aber sonst nicht die geringste Bewegungsstörung, sondern ließen in demselben Tempo wie vor der Teilung die bekannte Strömung des Protoplasmas wahrnehmen, streckten auch an der Schnittstelle sofort Pseudopodien aus. Sie wurden nun nach Zusatz von frischem Wasser in demselben Gesichtsfeld weiter beobachtet.

Fünf Minuten nach der Teilung zeigte das kernhaltige Stück die in Fig. 2 a abgebildete Gestalt. Es hatte sich nicht an der Unterlage befestigt, sondern begann nach allen Richtungen des Raums lebhaft bald kürzere, bald längere Pseudopodien in schnellem Wechsel auszusenden, kurz es zeigte den Habitus und die mit indirektem Ortswechsel verbundene Bewegungsart einer normalen Amöbe.

In demselben Zeitraum hatte das kernlose Teilstück die in Fig. 2 b dargestellte Gestalt angenommen. Dasselbe hatte ebenfalls nach allen Seiten lange Pseudopodien in lebhaftem Tempo und Wechsel ausgeschickt, ohne sich am Boden festzuheften, und war in Aussehen und Bewegungsrhythmus von seinem korrespondierenden kernhaltigen Teilstück in keiner andern Weise als durch den Mangel des Kerns unterschieden. Es glich auf den ersten Blick einer völlig normalen Amöbe.

Genau dieselben Erscheinungen wurden nun ohne den geringsten Unterschied bei beiden Teilstücken weitere 10 Minuten hindurch beobachtet. Nach Verlauf von 15 Minuten nach der Teilung änderte sich das Bild auffällig.

Während das kernhaltige Stück denselben Bewegungsmodus beibehielt und seine Oberfläche so reich wie möglich zu entfalten suchte, begann an dem kernlosen Teilstück das Tempo der Bewegung immer langsamer zu werden. Die zur Entfaltung der Pseudopodien führende, vorwiegend centrifugale Bewegungsrichtung hörte fast gänzlich auf, und nur sehr selten wurde noch ein ganz kurzes neues Pseudopod ausgestreckt; es begann vielmehr eine centripetale, aber erheblich verlangsamte Bewegung des Plasmas. Indessen nicht bloß das Tempo der Bewegung war weniger lebhaft, als es sonst bei einer normalen Amöbe mit dem Einziehen von Pseudopodien verbunden zu sein pflegt, sondern die Pseudopodien bekamen zum Teil auf der Oberfläche schwache Faltungen, wurden auch mitunter in leichte Spiralwindungen eingedreht, so daß es den Anschein hatte, als ob das Protoplasma durch Wasserabgabe einschrumpfte. Der Gesamteffekt dieser rückläufigen Bewegung war jedenfalls der, daß nach 20 Minuten das kernlose Teilstück die in Fig. 3 b zur Darstellung gebrachte Gestalt repräsentierte. Es war ein kontrakter, rundlicher Protoplasmahaufen mit leicht gewellter Oberfläche und nach den 3 Richtungen des Raums etwa gleichem Durchmesser, dessen Bewegungsfähigkeit bis auf ein Minimum reduziert erschien. Das zu derselben Zeit abgebildete kernhaltige Stück zeigte dagegen den in Fig. 3 a skizzierten Habitus einer völlig intakten Amöbe.

Während der hierauf eine Stunde lang weiter fortgesetzten Beobachtung wechselte das kernhaltige Stück wie bisher fortwährend seine Gestalt; nach Verlauf von 30 Minuten zog es seine Pseudopodien ein, heftete sich zugleich an den Objektträger und bewegte sich wie vor der Teilung lebhaft strömend aus dem Gesichtsfeld des Mikroskops, um sich dann aber nach einiger Zeit wieder vom Boden loszulösen und das Spiel der Pseudopodien von neuem in gleicher Weise zu beginnen.

Das kernlose Teilstück blieb dagegen während dieser Zeit an der Stelle, an welcher es sich zusammengezogen hatte, unverwandt liegen. Zwar war seine Form auch nicht immer absolut dieselbe, es wechselte vielmehr seinen Umriß, indem es sich hier und da ganz leicht ausbuchtete. Das Tempo dieses Gestaltwechsels war aber kein gleichmäßiges, sondern nach langen Pausen völliger Ruhe schickte das Protoplasma auf der einen Seite träge einen ganz kurzen Lappen aus, während es auf der andern einen ähnlichen ebenso langsam zurückzog, um dann wieder minutenlang in völlige Bewegungslosigkeit zu versinken. Dieser thatsächlich vorhandene

Formenwechsel bewegte sich auch in so engen Grenzen, daß durch denselben der Gesamthabitus nicht mehr verändert werden konnte.

In dieser ganzen Zeit war das kernlose Stück niemals an die Unterlage geheftet, sondern ruhte nur, leicht auf dieselbe gestützt, und folgte der geringsten zitternden Bewegung des Wassertropfens.

Es wurden nun beide Stücke zusammen in einen kuglig ausgeschliffenen Objektträger mit sehr sorgfältrig filtriertem, sauerstoffreichem Wasser in eine Feuchtkammer übertragen und von Zeit zu Zeit unter täglich 2—3-maliger Erneuerung des Wassers beobachtet.

Während der ersten neun Tage war das kernhaltige Teilstück in seinem ganzen Habitus und seiner Bewegung von einer normalen Amöbe nicht im geringsten zu unterscheiden. Es war also durch den Teilungsakt keine einzige seiner Funktionen derartig beeinflußt worden, daß sich auch nur die geringste darauf hindeutende Erscheinung hätte erkennen lassen.

Anders dagegen das kernlose Teilstück.

Im Verlaufe der ersten fünf Tage nach dem Teilungsakt zeigte dasselbe keine weiteren wesentlichen Veränderungen als diejenigen, welche bereits nach 20 Minuten aufgetreten waren. Es blieb dasselbe kontrakt und träge daliegende Protoplasmaklümpchen mit scheinbar erloschener Bewegungsfähigkeit, die sich aber doch bei länger fortgesetzter Beobachtung, wenn auch nur in kaum merklichen Schwankungen der Oberflächenkonturen, als nicht gänzlich aufgehoben verriet.

Die äußere Gestalt, welche während dieser Zeit in den Fig. 4b bis 7b dargestellt ist, war infolgedessen oft stundenlang die gleiche, das Plasma schien das Bestreben zu haben, sich kuglig abzurunden, und hatte auch am 3. Tage in der That die Form einer Kugel angenommen. In dieser Gestalt rotierte dasselbe um wechselnde Achsen außerordentlich langsam bis zur Mitte des vierten Tages, buchtete dann aber wieder seine Oberfläche an einigen Stellen der Kugel leicht aus und zeigte bis zum Ende des fünften Tages denselben Habitus und Bewegungsmodus wie in den ersten drei Tagen.

Ein merklicher oder irgendwie beträchtlicher Ortswechsel war während dieser ganzen Zeit nicht eingetreten, während das kernhaltige Stück bald auf der einen, bald auf der andern Seite des kugligen Ausschnitts im Objektträger am Rande des Wasser-

tropfens umherkroch; niemals war das kernlose Stück am Boden festgeheftet, sondern jederzeit nur leicht, entsprechend seiner Schwere, auf denselben gestützt und schon durch die leiseste Erschütterung des Objektträgers leicht beweglich.

Dieser soeben geschilderte Zustand des kernlosen Stücks dauerte bis zum Ende des fünften Tages. Am sechsten Tage traten dagegen sehr auffallende und unerwartete Erscheinungen auf.

Die bis dahin auf ein Minimum reduzierte Bewegung begann nämlich allmählich wieder etwas lebhafter zu werden und ihr Tempo zu beschleunigen; die bisher stundenlangen Ruhepausen wurden kürzer, die Schnelligkeit, mit welcher sich die Körnchenströmung vollzog, erreichte zuweilen nahezu denselben Grad, wie sie zur gleichen Zeit in dem kernhaltigen Stück zu beobachten war. Doch kam es nicht zu einer längere Zeit andauernden ruhigen und gleichmäßigen Bewegung, sondern dieselbe behielt stets den Charakter des Ruckartigen bei. Die bis dahin kontrakte, wenig veränderliche Körpergestalt wurde infolgedessen aufgegeben, das Plasma streckte sich in die Länge, zeigte bald einen reichlicher gebuchteten Umriß und trieb hier und da längere Lappen und kürzere Pseudopodien aus, so daß das Stück zuweilen den Anblick einer allerdings wenig ausgedehnten, ungeteilten Amoebe gewährte. Von einer solchen unterschied es sich aber sehr bestimmt dadurch, daß es niemals die oben angegebene große Zahl von Pseudopodien, auch nicht die exquisite Länge derselben erreichte, wie z. B. 10 Minuten nach der Teilung. Hatte das kernlose Stück aber auch den Habitus einer mäßig gestreckten, intakten Amöbe angenommen, wie er z. B. in Fig. 8 b abgebildet ist, so blieb derselbe jedoch nicht konstant der gleiche, sondern auf ein Stadium maximaler Ausdehnung und erhöhter Bewegungsintensität folgte bald früher, bald später ein Stadium größerer Kontraktion und starker Reduktion der Bewegung, cf. Fig. 9 b. So war das kernlose Stück am 7. Tage wieder so wenig beweglich wie z. B. am 2. Tage, am 8. Tage dagegen zeigte es dasselbe erhöhte Tempo wie am 6., ohne daß indessen innerhalb der einzelnen Tage etwa in jeder Stunde auch immer die gleiche Intensität der Bewegung vorgelegen hätte; innerhalb bestimmter Grenzen kamen kleinere Schwankungen stets vor.

Dieser fortwährende Wechsel zwischen größerer und geringerer Bewegungsfähigkeit dauerte nun etwa 4 Tage lang bis zum Ende des 9. Tages, wie auch aus den Fig. 8 b—11 b zu ersehen ist.

Niemals aber in dieser ganzen Zeit hatte sich das kernlose Stück an der Unterlage befestigt und dadurch einen aktiven Ortswechsel vollziehen können, sondern alle seine Bewegungsformen hielten sich, wie auch in den ersten 5 Tagen, im Rahmen der oben charakterisierten, nur indirekt oder mittelbar eine Ortsveränderung bedingenden Bewegungsweise.

Die bis zum Ende des 9. Tages bisher geschilderten Bewegungserscheinungen der beiden Teilstücke gewährten von dem Beginn des 10. Tages bis zu ihrem endgiltigen Absterben ein für diese Zeit charakteristisches eigenartiges Bild.

Das kernhaltige Stück, bisher unverändert eine normale Amöbe, begann allmählich den lebhaften Wechsel seiner Gestalten und die ihn verursachenden Bewegungsformen einzustellen. Es nahm allmählich eine immer mehr kontrakte Körperform an und machte zwischen zwei aufeinanderfolgenden Bewegungszeiten immer größere Pausen, so daß es am 12. Tage z. B. stundenlang völlig regungslos dalag und auch seinen Ort nicht mehr wechselte. Fand eine Bewegung statt, so vollzog sich dieselbe träge und langsam, und der Wechsel der äußeren Gestalt schwankte nur in engen Grenzen, wie die während dieser Zeit aufgenommenen Figuren 12 a—15 a zeigen. Die Intensität der Bewegung hatte zu erlöschen begonnen, und diese Erscheinung potenzierte sich von Tage zu Tage. Das kernhaltige Stück wurde schließlich ein stark zusammengezogenes Protoplasmaklümpchen, welches die größte Ähnlichkeit mit dem kernlosen in den ersten Tagen nach der Teilung zeigte.

Genau dieselben Erscheinungen ließ auch das Letztere nach Ablauf des 9. Tages erkennen. War die Bewegung desselben in der Zeit vom 5. bis 9. Tage periodisch eine lebhaftere geworden, so sank dieselbe vom 10. Tage ab bis auf das Minimum, welches in den ersten Tagen noch zu beobachten war; auch der ganze Habitus war mit dem aus jener Zeit (1.—5. Tag) so identisch, daß ich mich zu seiner Beschreibung nur wiederholen müsste und daher auf die oben gegebene Schilderung verweisen kann. Jetzt traten auch die bisher verwischten Größenunterschiede der beiden Stücke wieder zu Tage. Bei der Teilung war ja das kernlose Stück etwa $^1/_3$ größer gewesen als das kernhaltige, da aber letzteres in den ersten 10 Tagen sich stets in mehr oder weniger ausgedehntem Zustand befunden hatte, so erschien es während dieser Zeit oft erheblich größer als das kernlose Stück. Je mehr sich aber der Kontraktionsgrad beider Stücke einander näherte,

um so mehr kam das ursprüngliche Größenverhältnis wieder zur Erscheinung, so daß am Ende des 10. Tages schon das kernlose Stück dem kernhaltigen an Umfang gleich, am 11. Tage wie anfangs überlegen war (cf. Fig. 13). Ob dieser Wechsel der scheinbaren Größe, wie er allein in der Zu- und Abnahme des Umfanges erkennbar war, auch mit einer etwa durch verschiedenen Wassergehalt bedingten Änderung des Volumens verbunden war, ließ sich nicht ermitteln, da wir kein Mittel zur Volumbestimmung so geringer und mathematisch undefinierbarer Formen besitzen. Er könnte auch allein durch die Verteilung des Plasmas in dünneren und dickeren Schichten hervorgerufen sein.

Die soeben geschilderten Veränderungen, deren Ursache bei beiden Teilstücken unzweifelhaft in dem durch gänzliche Entziehung von Futter bedingten Mangel an Nahrung zu suchen waren, führten am 12. Tage den Tod des kernlosen, am 14. den des kernhaltigen Teilstücks herbei.

Nachdem ich hiermit an einem speziellen Fall das Bild der Bewegungserscheinungen einer künstlich geteilten Amoeba Proteus entworfen habe, lasse ich einen Teil meiner Beobachtungsprotokolle über eine Anzahl auf gleiche Weise angestellter Versuche in tabellarischer Übersicht folgen.

Zuvor gebe ich jedoch noch eine kurze Erläuterung der in den Tabellen gebrauchten, nicht ohne weiteres verständlichen Ausdrücke.

Ich habe die Bewegung, deren Intensität im Mittel gleich oder nahezu gleich der einer ungeteilten Amöbe war, „lebhaft“ genannt. Alle übrigen für die verschiedene Geschwindigkeit der Bewegung gewählten Bezeichnungen sind graduelle Abstufungen davon und besitzen nur relativen Wert. So bezeichnen die Ausdrücke „sehr langsam“, „kaum beweglich“, „rotierend“ die Grenzen, innerhalb welcher die minimale Bewegungsfähigkeit sich noch zu erkennen gab; die Bezeichnung „unbeweglich“ bezieht sich auf das zeitweise völlige Aufhören jeder anderen Bewegungsweise als der Brown'schen Molekularbewegung.

In Bezug auf die Gestalt verstehe ich unter dem Ausdruck „normal“ die bei Amoeba Proteus so häufig zu beobachtende reichlich verästelte Körperform mit langen und zahlreichen Pseudopodien, wie sie z. B. in Fig. 2a und 16a abgebildet ist; mitinbegriffen under derselben Bezeichnung sind auch die Gestalten, welche mit der direkt oder aktiv einen Ortswechsel vermittelnden

Bewegungsweise verbunden waren, die ich in den Tabellen nicht besonders hervorgehoben habe, weil sie nur den kernhaltigen Teilstücken zukommt. War die Anzahl und Länge der Pseudopodien geringer, wie z. B. in Fig. 11a, so ist dafür die Benennung „fast normal" gewählt. Weitere Abstufungen in demselben Sinne sollen die Worte „kurz-stumpflappig" (Fig. 7b und 11b) „wurstförmig". „birnförmig", „fast kugelig" (Fig. 6b, 9b) kennzeichnen. Der Ausdruck kugelig ist absolut zu verstehen, Fig. 5b.

Die Größenangaben bezeichnen zunächst das Verhältnis, in welchem das kernlose zum kernhaltigen Stück bei der Teilung ausgefallen war, ferner aber auch das durch den verschiedenen Kontraktionsgrad hervorgerufene Verhältnis beider Teilstücke im weiteren Verlauf der Beobachtung, wobei indessen die Angaben sich nur mehr auf die Oberfläche der Teilstücke beziehen und daher nur scheinbare Volumbestimmungen enthalten. In der Kolonne „Zeitangaben" steht zuoberst das Datum der Teilung, hierauf folgt die Zeit, in welcher die Bewegungsreduktien eintrat, sodann der Reihe nach die einzelnen Tage bis zum Tode der Teilstücke.

Unter der Rubrik „Periode" habe ich mit den Zahlen I, II, III, IV die vier Zeitabschnitte bezeichnet, in welchen die Bewegung, wie in dem vorher ausführlich beschriebenen Versuch, in Periode I lebhaft, in Periode II bis zum Minimum reduziert, in Periode III zeitweise lebhafter, in Periode IV bis zum völligen Schwinden herabgesunken war.

Um nun noch weiter ein etwaiges Mißverstehen der Tabellen, deren notwendigerweise kurze Ausdrücke deshalb immer etwas schematisch sein müssen, ganz zu vermeiden, habe ich den vorher eingehend erörterten Fall unter Nr. 31 in tabellarische Form gebracht.

Kernhaltige Stücke		Zeitangaben			Kernlose Stücke		
Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Größe	Gestalt	Bewegung
normal	lebhaft	1	1 30	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
"	"	"	1 50		scheinb. kleiner	fast kuglig	sehr langsam
sehr gestreckt	sehr lebhaft	2		II	"	kuglig	rotierend
"	"	3			"	"	"
"	"	4			"	kontrakt mit kurzen Lappen	sehr langsam
normal	lebhaft	5			"	wurstförmig mit schwach gewelltem Rand	"
"	"	6		III	ebenso grofs	"	langsam
"	verlangsamt	7			scheinb. kleiner	fast kuglig	sehr langsam
fast normal	langsam	8			ebenso grofs	"	"
"	"	9			"	"	"
kontrakt, kurzlappig	"	10			doppelt so grofs	kurzfächerförmig	langsam
"	"	11		IV	"	fast kuglig	sehr langsam
"	"	12			abgestorben		
abgetötet und gefärbt		13					
normal	lebhaft	1	9 45	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
"	"	"	11 10	II	scheinbar halb so grofs	fast kuglig	kaum beweglich
kurzlappig	"	2			"	kuglig	rotierend
lang-fächerfm.	"	3			"	"	"
normal	"	4			"	stumpf-kurzlappig	sehr langsam
"	"	5			"	"	"
kurzlappig	"	6			"	kuglig	rotierend
normal	"	7		III	nur wenig kleiner	fast normal	langsam, ruckweise lebhaft
fast normal	langsam	8			größer	"	sehr langsam
normal	"	9			"	wurstförmig mit kurzen, stumpf. Lappen	langsam
fast normal	lebhafter	10		IV	"	"	"
"	langsam	11			"	kontrakt	sehr langsam
"	"	12			war im Absterben begriffen und wurde getötet und gefärbt		
zeigte die ersten Spuren des Zerfalls und wurde abgetötet		13					
normal	lebhaft	1	9	I	wenig kleiner	normal	lebhaft
"	"	"	9 15	II	scheinbar viel kleiner	kontrakt, wurstförmig	sehr langsam
fächerförmig	"	2			"	kuglig	kaum wahrnehmbar
normal	"	3			"	"	"
"	"	4			"	fast kuglig	sehr langsam
"	sehr lebhaft	5			"	kuglig	fast unbewegl.
fast normal	langsam	6			"	"	"
"	"	7			"	kurz-stumpflappig	sehr langsam

Nr.	Kernhaltige Stücke		Zeitangaben			Kernlose Stücke		
	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
	fast normal	langsam	8		IV	etwas kleiner	fast kuglig	„
	lebte noch 2 Tage länger		9			war abgestorben		
4	normal	lebhaft	1	3^{30}	I	wenig gröfser	normal	lebhaft
	„	„	„	3^{50}		scheinbar viel kleiner	sehr kontrakt	sehr langsam
	„	„	2			„	fast kuglig	„
	„	„	3			„	„	„
	„	„	4		II	„	kurz-stumpf-lappig	„
	„	„	5			„	fast kuglig	„
	„	„	6			„	„	„
	„	„	7		III	„	kurz-stumpf-lappig	langsam
	fast normal	langsamer	8			wenig kleiner	fast normal	„
	„	„	9		IV	„	fast kuglig	sehr langsam
	„	langsam	10			war abgestorben		
	war durch Bakterien abgetötet		11					
5	normal	lebhaft	1	4	I	ebenso grofs	normal	lebhaft
	„	„	„	4^{5}		scheinbar viel kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	„	„	2			„	„	„
	„	„	3		II	„	„	„
	„	„	4			„	„	„
	„	„	5			„	„	„
	„	„	6			„	„	„
	„	„	7		III	wenig kleiner	fast normal	langsam
	„	„	8			„	„	sehr langsam
	„	„	9		IV	„	fast kuglig	kaum wahrnehmbar
	kontrakt	langsam	10			war abgestorben		
	wurstförmig	„	11					
	lebte bis zum 13. Tage							
6	Das Stück ging wegen zu grofser Kleinheit zu Grunde, da fast nur der Kern mit Spuren von Plasma abgetrennt wurde.		1	1	I	sehr grofs	normal	lebhaft
			2	1^{10}			fast kuglig	sehr langsam
			3				kuglig	rotierend
			4		II		fast kuglig	sehr langsam
			5				„	„
			6				„	„
			7		III		wurstförmig	langsam
			8	10^{30} V.	IV		ganz kontrakt	kaum wahrnehmbar
			„	5 N.		war abgestorben		

Nr.	Kernhaltige Stücke: Gestalt	Kernhaltige Stücke: Bewegung	Zeitangaben: Tag	Zeitangaben: Stunde	Zeitangaben: Periode	Kernlose Stücke: Gröſse	Kernlose Stücke: Gestalt	Kernlose Stücke: Bewegung
7	kontrakt	langsam	1	1^{15}	I	doppelt so groſs	kontrakt	langsam
	normal	lebhaft	„	1^{20}		„	normal	lebhaft
	„	„	„	1^{40}	II	scheinb. kleiner	fast kuglig	kaum wahrnehmbar
	„	„	2			„	kuglig	rotierend
	„	„	3			„	„	sehr langsam
	„	„	4		III	„	fast kuglig	langsam
	„	„	5			„	kurz-stumpflappig	sehr langsam
	„	„	6			wenig kleiner	„	langsam
	fast normal	langsam	7			etwas gröſser	lang-wurstförmig mit 3 kurzen Lappen	langsam, ruckweise lebhaft
	„	„	8		IV		kurz-stumpflappig	sehr langsam
	fast kuglig	sehr langsam	9				„	unbeweglich
	„	„	10			war abgestorben		
	starb am 12. Tage ab							
8	kontrakt	langsam	1	4	I	4mal so groſs und absolut sehr groſs	kontrakt	langsam
	normal	lebhaft	„	4^{10}		„	normal	lebhaft
	„	„	„	4^{25}	II	scheinb. kleiner	fast kuglig	kaum beweglich
	„	„	2			„	kuglig	unbeweglich
	„	„	3			„	„	rotierend
	„	„	4			„	„	kaum beweglich
	„	„	5			„	fast kuglig	sehr langsam
	wurstförmig	langsam	6			wenig kleiner	kuglig	„
	fast normal	„	7		IV	„	„	„
	wurstförmig	sehr langsam	8			„	„	„
	fast normal	langsam	9			„	kurz-stumpflappig	„
	abgestorben		10			abgestorben		
9	normal	lebhaft	1	5^{30}	I	doppelt so groſs	normal	lebhaft
	„	„	„	5^{45}	II	scheinb. kleiner	fast kuglig	kaum beweglich
	„	„	2		III	wenig kleiner	fast normal	langsam
	„	„	3			„	„	„
	„	„	4			viel kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	„	„	5			„	„	„
	„	„	6			wenig kleiner	wurstförmig	langsam
	„	„	7			„	kurz-stumpflappig	„
	fast normal	langsam	8		IV	„	„	sehr langsam
	kurz-stumpflappig	sehr langsam	9				fast kuglig	kaum beweglich
	„	„	10				„	„
	„	„	11				kuglig	unbeweglich
	kuglig	„	12			abgestorben		
	abgestorben		14					

	Kernhaltige Stücke		Zeitangaben			Kernlose Stücke		
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Größe	Gestalt	Bewegung
10	Es wurde nur der Kern mit wenig Protoplasma abgetrennt, daher ging das Stück sofort nach der Teilung zu Grunde.		1	12	I	mittelgroß	normal	lebhaft
			„	1			„	„
			„	1 30	II		fast kuglig	sehr langsam
			2				kuglig	rotierend
			3				kurz-stumpf-lappig	langsam
			4				fast normal	langsam, zeitweise lebhaft
			5		III		fast kuglig	sehr langsam
			6				„	„
			7				wurstförmig mit wenig kurzen Lappen	langsam, zeitweise lebhaft
			8		IV		fast kuglig	sehr langsam
			9				„	„
			10			abgestorben		
11	kontrakt	langsam	1	5 30	I	doppelt so groß	kontrakt	langsam
	normal	lebhaft	„	5 50	I	scheinbar kleiner	kurz-stumpf-lappig	„
	„	„	2			„	kuglig	unbeweglich
	„	„	3			„	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	„	„	4		II		„	„
	„	„	5				wurstförmig	„
	„	„	6				„	kaum wahrnehmbar
	fast normal	langsam	7		III	wenig kleiner	„	langsam
	kontrakt	sehr langsam	8		IV	„	fast kuglig	sehr langsam
	„	langsam	9			abgestorben		
	„	„	10					
	abgestorben		11					
12	normal	lebhaft	1	10 30	I	3—4mal so groß	normal	lebhaft
	„	„	„	10 55	II	wenig größer	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	„	„	2			„	„	„
	„	„	3			„	fast normal	langsam
	fast normal	langsam	4			„	fast kuglig	„
	fast kuglig	sehr langsam	5			„	„	sehr langsam
	„	„	6		III	3—4mal so groß	fast normal	lebhaft
	kurz-stumpf-lappig	langsam	7			„	„	„
	„	„	8			„	wurstförmig	langsam
	„	sehr langsam	9			„	fast kuglig	sehr langsam
	fast kuglig	„	10		IV	„	„	„
	abgestorben		11			„	„	„
			12			abgestorben		

	Kernhaltige Stücke					Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Größe	Gestalt	Bewegung
13	normal	lebhaft	1	11 45	I	5mal so grofs	normal	lebhaft
	"	"	"	1		"	"	"
	"	"	"	1 30	II	etwa 2mal so grofs	kuglig	sehr langsam
	"	"	2			"	"	unbeweglich
	"	"	3			"	fast kuglig	sehr. langsam
	"	"	4		III	"	kurz-stumpf-lappig	langsam
	"	"	5			"	"	"
	"	weniger lebhaft	6			"	"	sehr langsam
	"	"	7			"	fast kuglig	"
	fast normal	langsam	8			"	kurz-stumpf-lappig	langsam
	"	sehr langsam	9		IV		"	sehr langsam
	fast kuglig	"	10				wurstförmig	langsam
	abgestorben		11				fast kuglig	unbeweglich
			12				abgestorben	
14	normal	lebhaft	1	11	I	ebenso gross	normal	lebhaft
	"	"	"	1		"	"	"
			"	1 30	II	wenig kleiner	wurstförmig	sehr langsam
	"	"	2			"	"	"
	"	"	3			viel kleiner	fast kuglig	"
	"	"	4			"	kuglig	nicht wahrnehmbar
	fächerförmig	"	5			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	langsam	6		III	"	"	"
	"	"	7			halb so klein	kurz-stumpf-lappig	langsam
	"	"	8		IV	"	fast kuglig	sehr langsam
	fast normal	"	9			"	kurz-stumpf-lappig	"
	"	"	10			"	fast kuglig	"
	"	"	11				abgestorben	
	kurz-stumpf-lappig	"	12					
	"	"	13					
	abgestorben		14					
15	normal	lebhaft	1	12	I	1½ so grofs	normal	lebhaft
	"	"	1	12 10		scheinb. kleiner	kontrakt	sehr langsam
	"	"	2		II	"	kuglig	unbeweglich
	"	"	3			"	"	"
	"	"	4			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	5			"	"	"
	"	"	6			"	"	"
	"	"	7			"	"	"
	"	langsam	8		III	weniger klein	kurz-stumpf-lappig	langsam
	"	lebhafter	9			"	fast kuglig	sehr langsam
	kontrakt mit vielen ganz kurzen Läppchen	sehr langsam	10			"	kurz-stumpf-lappig	langsam

Nr.	Kernhaltige Stücke: Gestalt	Kernhaltige Stücke: Bewegung	Zeitangaben: Tag	Zeitangaben: Stunde	Zeitangaben: Periode	Kernlose Stücke: Gröfse	Kernlose Stücke: Gestalt	Kernlose Stücke: Bewegung
15	kontrakt mit vielen ganz kurzen Läppchen	langsam	11		IV	ebenso grofs	fast kuglig	sehr langsam
	fast kuglig	sehr langsam	12			"	"	"
	"	"	13			"	"	"
	"	"	14			"	"	kaum beweglich
	"	"	15	10 V.		"	"	"
	wurde noch lebend abgetötet und gefärbt		"	11 V.		wurde noch lebend abgetötet und gefärbt; es war keine Spur von Kern aufzufinden. Das Stück hätte wahrscheinlich noch länger gelebt, da die Zerfallerscheinungen kaum noch begonnen hatten.		
16	fast kuglig	sehr langsam	1	1	I	doppelt so grofs	fast kuglig	sehr langsam
	normal	lebhaft	1	1^{8}		"	kurz-stumpflappig	lebhafter
	"	"	2		II	scheinb. kleiner	kuglig	unbeweglich
	"	"	3			"	fast kuglig	fast unbeweglich
	"	"	4			"	kurz-stumpflappig	sehr langsam
	kurz stumpflappig	langsam	5			"	fast kuglig	kaum beweglich
	"	lebhafter	6			"	"	"
	"	langsam	7			ebenso grofs	"	"
	kurzlappig	"	8			gröfser	"	sehr langsam
	kurzlappig, aber mit vielen Lappen	"	9			"	ganz kurz stumpflappig	"
	kurzlappig	"	10		IV	"	fast kuglig	"
	ganz kurz-stumpflappig	"	11			"	"	"
	"	sehr langsam	12			"	war abgestorben	
	war abgestorben		13					
17	Das kernhaltige Stück ging wegen zu grofser Kleinheit sofort nach der Teilung zu Grunde.		1	1	I	absolut von mittlerer Gröfse	kontrakt	langsam
				1^{20}				
			1				"	"
			2		II		kuglig	rotierend
			3				"	"
			4				fast kuglig	sehr langsam
			5				"	"
			6				"	"
			7		III		wurstförmig	langsam
			8		IV		fast kuglig	sehr langsam
			9				"	"
			10				war abgestorben	
18	normal	lebhaft	1	11	I	3mal so gross	normal	lebhaft
	"	"	1	11^{15}	II	scheinbar nur wenig gröfser	kuglig	rotierend

	Kernhaltige Stücke		Zeitangaben			Kernlose Stücke		
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröſse	Gestalt	Bewegung
18	wurstförmig	langsam	2		II	scheinbar nur wenig gröſser	kuglig	unbeweglich
	normal	lebhaft	3			"	"	"
	"	"	4			"	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	"	"	5		III	"	"	langsam
	"	"	6			"	"	"
	"	langsam	7			"	"	sehr langsam
	"	"	8			"	"	langsam
	"	"	9				"	"
	fast normal	"	10				"	"
	"	"	11		IV		fast kuglig	sehr langsam
	"	"	12				"	"
			13				war abgestorben	
	wurde abgetötet		14					
19	normal	lebhaft	1	11 15	I	etwas gröſser	normal	lebhaft
	"	"	"	12	II	scheinbar kleiner	kuglig	kaum beweglich
	fast kuglig	langsam	2			etwas gröſser	"	unbeweglich
	normal	lebhaft	3			scheinbar kleiner	"	"
	"	"	4			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	5			"	"	"
	"	"	6			"	"	"
	"	langsamer	7			"	kurz-stumpf-lappig	"
	"	"	8			"	fast kuglig	"
	"	"	9			"	kurz-stumpf-lappig	"
	fast normal	"	10		III	gröſser	wurstförmig, weniger kontrakt	langsam
	wurstförmig, kurzlappig	sehr langsam	11		IV	"	wurstförmig, kontrakter	sehr langsam
	"	"	12				abgestorben	
	kuglig	unbeweglich	13					
	abgestorben		14					
20	normal	lebhaft	1	4	I	etwas kleiner	normal	lebhaft
	"	"	"	4 20	II	scheinbar viel kleiner	kuglig	ganz schwach
	"	"	2			"	fast kuglig	"
	"	"	3			"	kuglig	rotierend
	"	"	4			"	"	"
	"	langsam	5			"	"	"
	"	lebhaft	6			"	"	unbeweglich
	"	"	7			"	"	sehr langsam
	"	"	8		III	"	"	"
	"	"	9			"	fast kuglig	langsam
	kurzlappig	langsam	10		IV	"	kuglig	unbeweglich
	"	"	11			"	"	"
	"	"	12				abgestorben	
	abgestorben		15					

Nr.	Kernhaltige Stücke		Zeitangaben			Kernlose Stücke		
	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröſse	Gestalt	Bewegung
21	normal	lebhaft	1	4^{45}	I	ca. $\frac{1}{5}$ kleiner	normal	lebhaft
	"	"	"	5	II	scheinbar viel kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	2			"	"	"
	"	"	3			"	"	"
	"	"	4		III	"	kurz-stumpf-lappig	langsam
	"	"	5		IV	"	eiförmig mit vielen ganz kurzen Läppchen	sehr langsam
	"	"	6				abgestorben	
	abgestorben		12					
22	normal	lebhaft	1	6^{30}	I	ca. $\frac{1}{4}$ kleiner	normal	lebhaft
	"	"	"	6^{40}		viel kleiner	stark kontrakt	sehr langsam
	"	"	2			"	kuglig	kaum beweglich
	"	"	3		II	"	"	"
	"	sehr lebhaft	4			"	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	"	lebhaft	5			"	"	"
	"	"	6			"	kuglig	unbeweglich
	"	langsam	7		IV	"	"	rotierend
	fast normal	"	8				abgestorben	
	fast kuglig	schwach	9	10 V.				
	abgestorben		"	5 N.				
23	normal	lebhaft	1	5	I	doppelt so groſs	normal	lebhaft
	"	"	"	5^{25}		scheinbar halb so klein	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	2			"	kurz-stumpf-lappig	"
	kontrakt	langsam	3		II	"	"	"
	normal	lebhaft	4			"	kuglig	rotierend
	"	langsamer	5			"	"	"
	"	lebhaft	6			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	7			"	"	"
	kontrakt	langsam	8			"	"	"
	"	"	9		III	"	kurz-stumpf-lappig	langsam
	fast kuglig	sehr langsam	10			ebenso groſs	birnförmig	sehr langsam
	"	"	11		IV	gröſser	"	unbeweglich
	"	"	12				abgestorben	
	"	"	13					
	abgestorben		15					
24	normal	lebhaft	1	1	I	doppelt so groſs	normal	lebhaft
	"	"	1	1^{15}	II	scheinbar halb so groſs	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	2			"	kuglig	rotierend

Nr.	Kernhaltige Stücke: Gestalt	Bewegung	Zeitangaben: Tag	Stunde	Periode	Kernlose Stücke: Größe	Gestalt	Bewegung
24	fast normal	langsam	3		II	scheinbar halb so grofs	kuglig	rotierend
	normal	lebhaft	4			"	fast normal	langsam
	fast normal	langsam	5		III	"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	6			scheinbar kleiner	"	"
	"	"	7			"	"	"
	normal	"	8			"	wurstförmig	langsam
	fächerförmig	"	9			"	fast kuglig	sehr langsam
	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam	10		IV		"	"
	fast kuglig	"	11				"	unbeweglich
	"	"	12				abgestorben	
	abgestorben		13					
25	Das kernhaltige Stück ging verloren, da fast nur der Kern mit sehr wenig Protoplasma entfernt wurde.		1	1 30	I	auffallend grofs	kontrakt	langsam
			"	1 35			normal	lebhaft
			"	1 50			sehr kontrakt	langsam
			2		II		kuglig	rotierend
			3				"	"
			4				"	"
			5				"	unbeweglich
			6		III		gestreckt, fast normal	langsam
			7				"	langsam, zuweilen ruckweise lebhaft
			8					
			9		IV		wurstförmig	langsam
			10				fast kuglig	sehr langsam
			11				kuglig	unbeweglich
							abgestorben	
26	normal	lebhaft	1	12 30	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
	"	"	"	1 15		"	"	"
	"	"	"	1 30		scheinbar kleiner	fast kuglig	sehr langsam
			2		II			
	"	"	3			ebenso grofs	fast normal	langsam
	"	"	4			"	"	"
	"	"	5		III	scheinbar kleiner	fast kuglig	"
	"	"	6			"	"	sehr langsam
	"	"	7			"	"	"
	kontrakt, wurstförmig	langsam	8			ebenso grofs	"	"
	"	"	9		III	"	"	"
	fast normal	"				"	"	kaum wahrnehmbar
	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam	10					
			11			"	"	"
	fast kuglig	"	13				abgestorben	
	abgestorben							

	Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
27	normal	lebhaft	1	5^{15}	I	wenig kleiner	normal	lebhaft
	"	"	"	5^{20}		scheinbar viel kleiner	kontrakt	sehr langsam
	"	"	2			"	fast kuglig	unbeweglich
	"	"	3		II	"	"	"
	"	"	4			"	kuglig	kaum wahrnehmbar
	"	"	5			"	kurz-stumpflappig	sehr langsam
	"	"	6			"	"	langsam
	"	"	7		III	"	"	"
	"	langsamer	8			"	fast normal	"
	"	"	9		IV	wenig kleiner	"	sehr langsam
	abgestorben		10				abgestorben	
28	normal	lebhaft	1	8^{45}	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
	"	"	"	4		scheinbar kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	"	sehr lebhaft	2		II	"	kurzstumpflappig	langsam
	"	lebhaft	3			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	4			"	"	"
	"	"	5		III		fast normal	langsam
	"	"	6		IV		fast kuglig	sehr langsam
	"	"	7			ging bei der	Untersuchung	zu Grunde
	abgestorben		12					
29	normal	lebhaft	1	5^{30}	I	etwas gröfser	normal	lebhaft
	"	sehr lebhaft[4]	"	5^{40}		scheinbar kleiner	stark kontrakt	sehr langsam
	"	"	2		II	"	kuglig	unbeweglich
	"	"	3			"	kurz-stumpflappig	langsam
	"	"	4		III	"	fast normal	langsam, zuweilen lebhafter
	"	lebhaft	5			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	6			"	fast normal	langsam
	"	"	7			"	fast kuglig	kaum beweglich
	"	"	8		IV	"	wurstförmig	sehr langsam
	"	"	9			"	"	"
	"	"	10			"	"	"
	"	"	11				abgestorben	
	abgestorben		14					
30	normal	lebhaft	1	5^{45}	I	etwas kleiner	normal	lebhaft
	"	"	"	5^{50}	II	scheinbar viel kleiner	sehr kontrakt	sehr langsam
	"	"	2			"	fast kuglig	"

Nr.	Kernhaltige Stücke: Gestalt	Bewegung	Zeitangaben: Tag	Stunde	Periode	Kernlose Stücke: Größe	Gestalt	Bewegung
30	normal	lebhaft	3		II	scheinbar viel kleiner	kurz-stumpf-lappig	langsam
	"	"	4			"	kuglig	kaum wahrzunehmen
	"	"	5		III	"	kurz-stumpf-lappig	langsam
						"		
	"	"	6				"	"
	"	"	7		IV	"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	8				"	"
	"	langsam	9				abgestorben	
	abgestorben		11					
31	normal	lebhaft	1	10^{40}	I	ca. $^1/_3$ größer	normal	lebhaft
	"	"	"	10^{45}		"	"	"
	"	"	"	10^{55}		"	"	"
	"	"	"	11	II	scheinbar kleiner	fast kuglig	kaum beweglich
	"	"	2			"	"	"
	"	"	3			"	kuglig	rotierend
	"	"	4			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	5			"	kurz-stumpf-lappig	"
	"	"	6		III	"	fast normal	langsam, ruckweise lebhaft
	"	"	7			"	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	8			"	fast normal	langsam
	fast normal	"	9			"	kurz-stumpf-lappig	"
	kurz-stumpf-lappig	langsam	10		IV	etwa gleich gross	fast kuglig	sehr langsam
	"	"	11			"	"	"
	fast kuglig	sehr langsam	12	10^{30}		etwas grösser	"	unbeweglich
	"	"	12	5 N.			abgestorben	
	abgestorben		14					

Mit der vorstehenden Aneinanderreihnung eines Teils meiner Versuche schließe ich die Aufzählung der Beobachtungsprotokolle, da mit denselben die vorkommenden Variationen in der Bewegung der einzelnen Teilstücke erschöpft sind, und die übrigen Fälle nur mehr Wiederholungen bieten könnten.

Ich lasse jetzt die allen Versuchen gemeinsamen Erscheinungen in kurzer Zusammenfassung folgen.

1) Während der Teilungsakt auf die kernhaltigen Stücke ohne jeden Einfluß blieb, bewegten sich die kernlosen Teilstücke im Durchschnitt 15—20 Minuten lang nach der Teilung völlig normal; nach diesem Zeitraum, welcher in wenigen Fällen auch nur 5 Minuten währen konnte, in noch seltneren dagegen 150 Minuten

betrug, trat bei sämtlichen kernlosen Teilstücken ohne Ausnahme eine bis zum Minimum herabgesunkene Reduktion der Bewegung und eine starke Neigung zur Annahme der Kugelform im Protoplasma auf. Der Eintritt dieser Erscheinung ist in den meisten Fällen so scharf gekennzeichnet, daß es damit möglich ist, eine Grenze zu ziehen zwischen einer Periode normaler Bewegung — in der Tabelle mit Periode I bezeichnet — und einer darauf unmittelbar folgenden Periode II, in welcher die Bewegungsfähigkeit nahezu verloren gegangen erscheint. Nur in denjenigen Versuchen, bei welchen die Amöben schon vor der Teilung schwache Bewegungen gezeigt hatten, wie z. B. in Nr. 11, 16, 17, trat der Unterschied zwischen Periode I und II nicht so deutlich zu Tage, wohl aber in den Fällen, wie Nr. 7, 8, 25, in welchen lebhaft bewegliche Amöben vor der Teilung durch mechanische Reize zum Einstellen der Bewegung gezwungen und dann erst geteilt wurden, weil dieselben vor der Lähmung nochmals lebhafter geworden waren.

Die Dauer der Periode II mit minimaler Bewegungsfähigkeit schwankte in großen Grenzen, und zwar von 1—8 Tagen, betrug aber im Durchschnitt 4—5 Tage.

2) In sämtlichen kernlosen Teilstücken war durch die Entfernung des Kerns die Bewegung nicht aufgehoben; ein gewisser Grad von Bewegungsfähigkeit war auch in Periode II vorhanden, und auf das Stadium hochgradiger Reduktion der Bewegung in dieser Periode folgte in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle früher oder später eine Steigerung derselben. Die Intensität der von neuem gehobenen Bewegung blieb aber im Durchschnitt weit unter dem Mittel der zu gleicher Zeit an den zugehörenden kernhaltigen Teilstücken beobachteten Geschwindigkeit. Nur in sehr wenigen Fällen war die Bewegung eine lebhafte zu nennen, trug aber dann stets den Charakter des Ruckartigen und war schnell vorübergehend. Infolge dieses Bewegungsmodus schwankte der Wechsel der Körpergestalten in viel engeren Grenzen als bei den kernhaltigen Teilstücken, die Pseudopodien erreichten an Zahl und an Länge nur selten den Durchschnitt, niemals aber die maximalen Grenzen der letzteren.

Diese Zeit der gesteigerten Bewegungsfähigkeit ist in den Tabellen als Periode III bezeichnet worden. Der Eintritt derselben, oder die Grenze gegen die Periode II, welche lange nicht so prägnant war wie diejenige der Periode II gegen die Periode I, schwankte in den einzelnen Fällen ganz außerordentlich vom 2.—9. Tage nach der Teilung, vollzog sich aber im Durchschnitt

nach Ablauf des 5.—6. Tages. Ganz ebenso verschieden war die Dauer der Periode III, welche 1—7 Tage betragen konnte, im Mittel jedoch 4—5 Tage währte.

In einzelnen Versuchen, wie z. B. in Nr. 3, 8, 16, konnte die ganze Periode III überhaupt ausfallen, so daß dann die Periode II direkt in die Periode IV überging.

3) Bei sämtlichen kernlosen und kernhaltigen Teilstücken trat kürzere oder längere Zeit vor dem Tode infolge von Nahrungsmangel eine Periode hochgradiger Bewegungsverminderung auf, welche in ihrer allmählichen Steigerung bis zu völliger Bewegungslosigkeit führen konnte. Diese Zeit ist in den Tabellen als Periode IV gekennzeichnet; sie ist bei den kernlosen Teilstücken ebensowenig scharf gegen die Periode III abgesetzt, als die letztere gegen die Periode II, allein in ihren regelmäßig zu Tage tretenden Erscheinungen und deren Ursachen bei beiden Teilstücken genau genug charakterisiert, um sie als solche unterscheiden zu können. Der Eintritt der Periode IV vollzog sich im Durchschnitt 2 Tage vor dem Tode der Teilstücke.

4) Sämtliche kernlosen Teilstücke hatten nach der in Periode II eingetretenen Bewegungsreduktion die Fähigkeit verloren, sich an den Boden festzuheften und infolgedessen auch die Möglichkeit eines direkten unmittelbaren Ortswechsels eingebüßt.

5) Bei sämtlichen kernlosen Teilstücken trat mit der Periode II eine bedeutende Verminderung der Oberfläche, möglicherweise auch eine Abnahme des Volumens durch Wasseraustritt ein.

Allgemeiner Teil.

Nachdem wir aus den beobachteten Thatsachen die vorstehenden allen Versuchen gemeinsamen Erscheinungen abgeleitet haben, wollen wir versuchen, für dieselben eine Erklärung zu geben und den Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas näher zu bestimmen.

Dabei drängt sich uns zunächst die Frage auf, ob die geschilderten Bewegungsveränderungen der kernlosen Teilstücke überhaupt durch den Mangel des Kerns verursacht sind oder nicht.

Zur Beantwortung dieser Frage bieten sich zwei Möglichkeiten dar:

1) Die Ursache der Bewegungsstörungen ist in dem Teilungsakt, als solchem, zu suchen.

2) Die Ursache ist die Entfernung des Kerns.

1) Bereits in der Einleitung habe ich hervorgehoben, daß außer den beschriebenen Form- und Bewegungsstörungen in den kernlosen Teilstücken keine anderen sichtbaren, mikroskopisch feststellbaren Strukturveränderungen des Plasmas zu beobachten waren, welche etwa bei den kernhaltigen Teilstücken nicht aufgetreten wären. Die bei den Infusorien durch den Teilungsakt infolge übermäßiger Wasserdiffusion durch die Schnittwunde bedingten Verquellungserscheinungen fielen bei A. Proteus vollkommen fort; weder trat hier je eine Vakuolisation des Plasmas noch irgend eine abnorme, darauf hindeutende Thätigkeit der kontraktilen Vakuole auf, wie ich später noch genauer zeigen werde. Da ferner auch durch das sämtlichen Versuchen zu Grunde gelegte Größenverhältnis der kernlosen zu den kernhaltigen Teilstücken Schädigungen der Lebensfunktionen ausgeschlossen, und die Existenzbedingungen in den Kulturen für beide Teilstücke die gleichen waren, so konnte aus allen diesen Momenten kein Anhaltspunkt zur Erklärung der nach der Teilung auftretenden Bewegungsstörungen gewonnen werden. Es bleibt uns daher nur noch die mögliche Annahme, an eine unsichtbare, durch den mechanischen Akt der Teilung hervorgerufene Reizung des Protoplasmas zu denken. Allein auch diese kann unmöglich als die eigentliche Ursache der Bewegungsreduktion angesehen werden. Denn einmal müßte, eine Reizwirkung vorausgesetzt, dieselbe Erscheinung sich auch in gleicher Weise an dem kernhaltigen Stück abspielen; andererseits sprechen dagegen unwiderleglich die zahlreichen Experimente, von denen ich in Nr. 7, 8 und 25 einige Beispiele aufgeführt habe. In diesen Fällen wurden lebhaft bewegliche Amöben vor der Teilung durch mechanische Reize zur Kontraktion gebracht und dann in kontrahiertem Zustand geteilt. Würde nun der Teilungsprozeß mit einer hochgradigen Reizung des Plasmas verbunden sein, so hätten die Teilstücke in der während der Teilung vorliegenden kontrakten Gestalt und Bewegungsart verharren müssen, da erfahrungsgemäß bei den Amöben mechanische Reize zur Herabsetzung der Bewegung führen. Sie wurden dagegen wenige Minuten nach der Teilung lebhaft und bewegten sich in gleichem

Tempo und ganz ebenso normal, wie zu der Zeit, ehe sie gereizt worden waren, und zwar auch so lange, wie es sonst andere, vor der Teilung nicht zur Kontraktion genötigte Amöben nach ihrer Trennung in zwei Teilstücke thaten. Mit dieser öfters angestellten Beobachtung ist auch die Annahme einer Reizwirkung ausgeschlossen.

2) Es bleibt uns daher zur Erklärung der nach der Teilung gesetzmäßig auftretenden Reduktion der Bewegung keine andere Ursache übrig als die Aufhebung des Kerneinflusses auf das Protoplasma.

Nachdem wir diese Thatsache einmal richtig erkannt haben, erhebt sich die weitere, sehr wichtige Frage, ob sich dieser Einfluß des Kerns auf die Bewegung direkt oder indirekt geltend macht.

Unter einem indirekten Einfluß des Kerns auf die Bewegung würde ich einen solchen verstehen, durch dessen Aufhebung andere elementare Funktionen des Protoplasmas, so die Verdauungsfähigkeit, die Atmung, die Exkretion, derartig gestört worden wären, daß hierdurch die vorher beschriebene Bewegungsreduktion in ihrem ganzen Umfang allein erklärt werden könnte.

In allen übrigen Fällen, sei es daß das Protoplasma durch die Enukleation physikalisch oder chemisch verändert wird, müssen wir von einem direkten Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas sprechen.

Bezüglich des ersten Punktes werde ich in den beiden nächsten Kapiteln den genauen Nachweis führen, daß zu der Zeit, als die Bewegungsreduktion in den kernlosen Stücken eintrat, sowohl eine lebhafte Verdauung, als auch eine ungestörte Atmung und Exkretion im Protoplasma stattfand. Noch mehrere Tage nach der künstlichen Teilung habe ich in den kernlosen Stücken Verdauungsprozesse beobachten können, und schon die Thatsache, daß einmal die kernlosen Stücke 14 Tage lang lebensfähig sein konnten, andererseits die kernhaltigen auch bei völliger Nahrungsentziehung durchschnittlich 10 Tage lang eine ganz normale Bewegung zeigten, läßt darauf schließen, daß nicht der Mangel an Nahrung die Ursache für die mit Periode II eintretende Bewegungsstörung sein konnte. Eine derartige Wirkung würde auch jedenfalls nie so plötzlich und unvermittelt aufgetreten sein.

Man könnte hier vielleicht den Einwand erheben, daß, wenn auch die Verdauungsfähigkeit des Protoplasmas mit Eintritt der Periode II nicht aufgehoben war, möglicherweise die weitere Ver-

wertung der bereits verdauten Nahrung durch die Enukleation unterbunden und dadurch die Herabsetzung der Bewegungsintensität hervorgerufen sei. Gegen diese Annahme spricht jedoch ganz entschieden der Umstand, daß in so vielen Fällen in Periode III eine Steigerung der Bewegung auftrat, demnach eine erhebliche Umsetzung der latenten Spannkräfte in lebendige Kraft noch mehrere Tage nach Beginn der Periode II stattgefunden haben mußte.

Ebensowenig aber wie die Störung der trophischen Prozesse reicht auch zur Erklärung der in Periode II veränderten Bewegung die eventuelle Annahme aus, daß durch die Entfernung des Kerns die Sauerstoffaufnahme und die Exkretion aufgehoben worden wäre. Denn während eine normale Amöbe nur wenige Stunden bei Sauerstoffabschluß zu existieren vermag, lebten die kernlosen Teilstücke durchschnittlich 10 Tage lang, mußten demnach auch fortwährend Sauerstoff aufgenommen haben. Andererseits zeigte auch die bis zum Tode der Teilstücke andauernde Pulsation der kontraktilen Vacuole, daß sich auch Exkretionsvorgänge im Protoplasma vollzogen haben mußten.

Aus allen diesen Gründen ergiebt sich, wie ich glaube, mit Notwendigkeit der Schluß, daß sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung nicht bloß in indirekter Weise geltend macht, sondern ein ganz direkter sein muß.

Daß die Bewegung der kernlosen Teilstücke auch von sekundären Momenten, speziell durch den Nahrungsmangel beeinflußt wurde, das zeigte zur Genüge das Verhalten derselben in Periode IV. Denn wie ein Vergleich mit den durchaus ähnlichen Bewegungserscheinungen der kernhaltigen Teilstücke kurze Zeit vor dem Absterben derselben lehrt, muß das völlige Schwinden der Bewegung in Periode IV auch mit als eine Folge des Verhungerns gedeutet werden. Dieser sekundäre Einfluß auf die Bewegung machte sich aber — und darauf kommt es hier besonders an — erst ca. 8 Tage nach der Teilung geltend, kann also nicht den Rückgang der Bewegung in Periode II erklären.

Wenn demnach die Schlußfolgerung, daß sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung in direkter Weise geltend macht, richtig ist, wie erklärt sich dann aber die im Durchschnitt $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach der Teilung andauernde, mit völlig normalen Körperformen verbundene lebhafte Bewegung der kernlosen Teilstücke in Periode I? Wenn bei aufgehobenem Einfluß des Kerns eine starke

Verminderung der Bewegung auftritt, warum erscheint dieselbe nicht sofort nach der Enukleation?

Diese regelmäßig beobachtete Thatsache ist offenbar auf eine Nachwirkung des Kerns zurückzuführen.

Ich habe vorher den sichern Nachweis erbracht, daß der Kern auf die Bewegung von direktem Einfluß ist. Wir können uns diesen Einfluß faßlicher durch die Annahme vorstellen, daß der Kern einen chemisch wirksamen Stoff ausscheidet, welcher mit dem Protoplasma in einer unserer Kenntnis vorläufig unzugänglichen Wechselwirkung steht. Nehmen wir nun an, daß diese vom Kern herstammende Substanz in bestimmter, zu verschiedenen Zeiten jedoch wechselnder Menge vorrätig in jeder Amöbe vorhanden ist und deshalb bei der Teilung in ein kernloses und kernhaltiges Stück beide Teile damit versorgt sind, dann können wir es begreifen, wie sich während der Periode I eine durchaus normale Bewegung abspielt, auch wenn der Kern schon entfernt ist; ebenso ungezwungen können wir daraus die zuweilen kürzere, zuweilen längere Dauer der normalen Bewegung erklären, je nachdem die Menge des vom Kern erzeugten Agens bei der Teilung kleiner oder größer war, endlich auch das stets nach einiger Zeit (Periode II) eintretende Sinken der Bewegung, wenn der Vorrat aufgebraucht war und seine Wirkung auf das Protoplasma nicht mehr ausüben konnte. Ein derartiges vom Kern herrührendes Substrat sind wir aber, glaube ich, gezwungen anzunehmen; denn wie wollten wir sonst die unter No. 7, 8 und 25 angeführten und bereits besprochenen Versuche deuten, in welchen lebhaft bewegliche Amöben vor der Teilung zum Aufgeben ihrer Bewegung gezwungen und dann geteilt wurden, dennoch aber vor der in Periode II eintretenden Reduktion der Bewegung wieder lebhafter wurden? Hieraus geht doch hervor, daß bestimmte vom Kern herrührende Kräfte im Protoplasma vorhanden sein mußten, welche mit mechanischer Notwendigkeit dasselbe zu einer entsprechenden Bewegung zwangen.

Nachdem wir somit aus den Beobachtungen einen direkten Einfluß des Kerns auf die Bewegung sichergestellt haben, ergeben sich daraus die beiden weiteren Fragen:

I. Inwieweit erstreckt sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung?

II. Wie können wir uns denselben vorstellen?

Die Antwort hierauf bleibt naturgemäß so lange eine hypothetische, als wir, wie zur Zeit, noch nichts Sicheres über das Wesen

der Protoplasmabewegung wissen. Das Eine ist ja vollkommen sicher, daß für das Zustandekommen einer amöboiden Bewegung als solcher ein Kern nicht notwendig ist, denn sonst hätte die Enukleation einen absoluten Stillstand in der Bewegung zur Folge haben müssen. Wenn aber dennoch, wie ich gezeigt habe, der Kern auf die Bewegung von Einfluß ist, so werden die Unterschiede in der Bewegung der kernlosen und der kernhaltigen Teilstücke einen Hinweis darauf enthalten, wie weit sich derselbe erstrecken mag.

Welches sind nun diese Unterschiede? Zunächst werden wir uns daran erinnern daß sämtliche kernlosen Teilstücke das Vermögen verloren hatten, direkt oder unmittelbar einen Ortswechsel ausführen zu können. Dieser Mangel trat so auffällig zu Tage, daß man auf den ersten Blick versucht sein könnte, ihn auch mit einem direkten Einfluß des Kerns auf die Bewegungsfähigkeit des Protoplasmas in Verbindung zu bringen. Allein bei genauerer Überlegung und unter der schon früher begründeten Voraussetzung, daß der direkte Ortswechsel durch Anheften oder Kleben am Boden vermittelst eines Sekrets besorgt wird, werden wir aus den Beobachtungen nur den Schluß ziehen können, daß kernlose Stücke das Vermögen verloren haben, dieses klebende Sekret auszuscheiden. Offenbar spielt aber dasselbe bei der Bewegung nur die Rolle eines Hilfsmittels zu einer bestimmten Art der Bewegung, hat also mit der Bewegungsfähigkeit des Protoplasmas, d. h. mit der bewegenden Kraft direkt nichts zu thun. Es ist nur ein Sekret, das in den Dienst der Fortbewegung getreten ist, und deshalb fällt der durch die Enukleation bedingte Mangel desselben unter eine ganz andere Rubrik der unter dem Einfluß des Kerns stehenden elementaren Funktionen des Protoplasmas, nämlich unter das Sekretionsvermögen, welches wir später noch genauer besprechen werden. Demnach müssen wir die auf dem Mangel eines direkten Ortswechsels beruhende Differenz in der Bewegung der kernlosen und der kernhaltigen Teilstücke von der weiteren Betrachtung ausschließen.

Es bleiben uns daher zu einem Vergleich nur die in Periode II und III geschilderten Bewegungsformen übrig. Waren dieselben auch nicht durchweg die gleichen, insofern als in Periode III in sehr vielen Fällen eine Steigerung der Bewegung eintreten konnte, so stimmten dieselben doch prinzipiell überein und zeigten beide folgende gleiche Differenzen gegenüber der Bewegung der kernhaltigen Teilstücke:

1) Die Intensität der Bewegung war im Durchschnitt weit unter das gewöhnliche Maximum gesunken.

2) Die regelmäßige Bewegung war zu einer ungleichmäßig ruckartigen geworden.

3) Die Anzahl der Pseudopodien war erheblich verringert.

4) Die Länge der Pseudopodien hatte bedeutend abgenommen.

Wie wir sehen, sind die angeführten Unterschiede vorwiegend gradueller Natur, und zwar repräsentieren sie uns einen niederen Grad der Beweglichkeit.

Das Protoplasma hat ohne den Kern die Fähigkeit verloren, die ihm sonst innewohnende maximale Bewegungsenergie auf die Dauer gleichmäßig weiter erzeugen zu können. Zwar fehlten, wie die Beobachtung zeigte, Bewegungsmaxima nicht vollständig, sie waren aber nur von ganz kurzer, vorübergehender Dauer und wurden stets von langen Ruhepausen abgelöst. Die Bewegung machte daher den Eindruck, als ob sie von einer Kraft hervorgerufen wurde, welche sich nach ihrer Entstehung gänzlich erschöpfte, um sich dann erst wieder von neuem zu erzeugen. Es fehlte dem Protoplasma also die Möglichkeit, den bei der Bewegung entstehenden Kraftverbrauch rechtzeitig zu ersetzen; mit anderen Worten, das Protoplasma ermangelte, um mich bildlich auszudrücken, einer regulierenden Steuerung bei dem Verbrauch und Ersatz der die Bewegung erzeugenden Kraft. Daher die ruckartige Bewegung an Stelle der gleichartig regelmäßigen, daher die relativ kleinere Anzahl und erheblich geringere Länge der Pseudopodien, daher endlich der Gesamteindruck einer im Durchschnitt reduzierten Bewegungsintensität.

Wir werden demnach die oben aufgeworfene Frage, inwieweit sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung erstreckte, dahin zu beantworten haben, daß das Protoplasma zwar an sich die Fähigkeit der Bewegung besitzt, daß aber erst durch die Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma die Möglichkeit einer regulierenden Steuerung der bewegenden Kraft gegeben ist, infolge deren allein erst das gesamte, die ungeteilte Amöbe charakterisierende Bewegungsbild den äußeren Einflüssen adäquat gestaltet werden kann.

Mit dieser soeben entwickelten Ansicht steht nun die Thatsache durchaus nicht im Widerspruch, daß die Bewegung der kernlosen Teilstücke in Periode III gegenüber der Periode II in so vielen Fällen eine Steigerung erfahren konnte. Ein spezieller Erklärungsversuch dieser in ihrem Vorkommen eine gewisse Ge-

setzmäßigkeit verratenden Erscheinung stößt allerdings auf erhebliche Schwierigkeiten. Indessen ist eine Deutung derselben immerhin möglich. Es giebt vielleicht, wie in jedem höheren Organismus, so auch bereits in der Zelle gewisse Hemmungsvorrichtungen bei der Bewegung, welche mit zunehmender Schwächung des Protoplasmas etwa infolge von Nahrungsmangel unwirksam werden und dadurch eine Bewegungssteigerung ermöglichen. Ich lasse es bei dieser Andeutung bewenden und verzichte auf ein spezielleres Eingehen in diese Frage, solange nicht weitere Untersuchungen eine allgemeinere Verbreitung dieser ganzen Erscheinung sichergestellt haben.

II. Wenn wir uns jetzt zu der zweiten der oben aufgeworfenen Fragen wenden, wie wir uns den Einfluß des Kerns auf die Bewegung zu denken haben, so werden wir auf dieselbe auch keine sicher zu begründende Antwort geben können. Ich habe dieselbe auch nur aufgestellt, um einige, in den Tabellen unter der Rubrik „Größe" registrierte Beobachtungen mitteilen zu können, welche später vielleicht gelegentlich zur Verwertung kommen können.

Es zeigten nämlich sämtliche kernlosen Teilstücke mit der in Periode II eintretenden Bewegungsabnahme eine bedeutende Verminderung ihrer Oberfläche. Es wäre nun sehr wohl möglich, daß mit dieser Oberflächenverminderung gleichzeitig eine Abnahme des Volumens etwa durch Wasseraustritt aus dem Plasma verbunden war, und infolgedessen die Kohäsion des Plasmas natürlich gesteigert werden mußte. Dann läge der Gedanke nahe, die nach der Enukleation auftretenden Bewegungsstörungen auf Kohäsionsschwankungen zurückzuführen unter der Annahme, daß kohärenteres Plasma schwerer beweglich sei als dünnflüssiges. Der Einfluß des Kerns auf die Bewegung könnte dann dahin definiert werden, daß derselbe den Gehalt an Imbibitionswasser im Plasma und so die Konsistenz desselben regulierte und dadurch die normalen Bewegungsformen ermöglichte. Ich habe jedoch diesen Gedanken nicht weiter durchgeführt, weil die thatsächlichen Unterlagen dazu sich nicht genau und sicher genug feststellen ließen. Denn einmal konnte eine an sich mögliche Volumenabnahme bei mathematisch so undefinierbaren Körpern wie Amöben nicht zahlenmäßig bestimmt werden, und der allgemeine Eindruck, daß die kernlosen Teilstücke relativ kleiner erschienen, d. h., daß ihre optischen Querschnitte geringere Flächenbilder boten, konnte ebensogut dadurch hervorgerufen sein, daß das vor der Teilung in dünneren Schichten ausgebreitete Plasma sich nach

derselben beim Übergang in die Kugelform in dickeren Lagen anordnete, ohne dabei eine Volumenveränderung zu erfahren. Andererseits war eine Zunahme der Kohäsion auch aus optischen Veränderungen des Protoplasmas etwa durch den gleichsinnig mit der Kohäsion wechselnden Brechungsindex mit unseren Hilfsmitteln nicht sicher nachzuweisen. Zwar erschienen die kontrakten kernlosen Teilstücke in Periode II verhältnismäßig dunkler als die zugehörenden kernhaltigen Stücke (cf. Fig. 1—12); hieraus konnte aber mit Sicherheit nicht auf Veränderungen des Brechungsvermögens geschlossen werden, da dieser allgemeine Lichteindruck seine Ursache ebensogut in dem wechselnden Absorptionsvermögen dickerer und dünnerer Lagen derselben Substanz haben konnte.

Alle diese Gründe verhinderten daher eine theoretische Verwertung der oben angeführten Beobachtungen, welche aber vielleicht bei nochmaliger Prüfung mit verbesserten Hilfsmitteln einer ausgiebigeren Benutzung zugänglich gemacht werden könnten. Vorderhand ist es indessen unmöglich, eine speziellere Theorie über die Art und Weise zu begründen, wie der Einfluß des Kerns auf die Bewegung sich geltend macht, solange das Problem der Bewegung selbst noch in tiefes Dunkel gehüllt ist.

Wir müssen uns zur Zeit damit begnügen, erkannt zu haben, daß der Kern auf die Bewegung überhaupt von Einfluß ist.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, inwieweit die Resultate meiner Untersuchung einer Verallgemeinerung fähig sind.

Unzweifelhaft haben wir den Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas als einen in dem Chemismus der Zelle begründeten so fundamentalen Vorgang aufzufassen, daß ich nicht fehlzugehen glaube, wenn ich denselben auch ohne extensivere Versuche soweit ausdehne, als es sich um die Bewegung rein protoplasmatischer Massen, also um die amöboide Bewegung handelt.

Mit dieser Ansicht gerate ich allerdings in einen Gegensatz zu der Stellung, welche einige Forscher in dieser Frage bereits eingenommen haben. Wir werden daher auf die einschlägigen, in der Litteratur vorliegenden Angaben genauer einzugehen haben.

Der Erste, welcher den Einfluß des Kerns auf die Bewegung überhaupt einer Untersuchung unterzogen hat, ist GRUBER [1]) gewesen. Das Thatsachenmaterial, welches den Schlußfolgerungen GRUBER's zu Grunde lag, ist kurz folgendes:

---

1) GRUBER, Untersuchungen über einige Protozoen, Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. XXXVIII, Heft 1.

Gruber hatte bei Aktinophrys sol zu öfteren Malen eine Vereinigung größerer Exemplare mit viel kleineren beobachtet, und zwar so, daß die letzteren von den Pseudopodien der anderen erfaßt, herangezogen und wie eine zur Nahrung dienende Beute in den Körper des größeren Heliozoons aufgenommen wurden. Nach sorgfältiger Tötung und Färbung solcher Exemplare zeigte sich, daß nur die großen Aktinophryen einen Kern besaßen, die kleinen dagegen kernlos waren. Trotzdem sollten aber die Funktionen der letzteren die nämlichen sein, wie die der kernhaltigen Aktinophryen. „Sie bewegen sich", sagt Gruber, „selbständig vom Platz, sie zeigen einen lebhaften Wechsel in den Pseudopodien, in ihrem Innern sieht man Nahrungskörper liegen, auch die großen Vakuolen sieht man manchmal, in welchen große Nahrungsbestandteile verdaut werden. Schließlich fehlt auch sehr häufig die kontraktile Vakuole nicht, welche in derselben Weise rhythmisch pulsiert, wie beim normalen Tier" etc.

Aus diesen Beobachtungen zog Gruber den Schluß, „daß der Kern keine Bedeutung für diejenigen Funktionen des Zellkörpers hat, welche nicht direkt in Beziehung zur Fortpflanzung stehen, also zur Bewegung (Pseudopodienbildung), zur Nahrungsaufnahme, Exkretion (Pulsation der kontraktilen Vakuole) und zum Wachstum; auch auf die äußere Gestalt kann er einflußlos sein."

In seinen späteren Untersuchungen zur Physiologie und Biologie der Protozoen [1]) unterzog Gruber neben anderen Protozoen auch die Amoeba Proteus einer künstlichen Teilung und konstatierte bei dieser Amoebe, daß nach einem gelungenen Teilschnitt das kernhaltige Stück „ungestört fortfährt, seine Pseudopodien zu treiben und einzuziehen, kurz daß es in seinem Habitus keine Veränderung erfahren hat", daß hingegen bei dem kernlosen Stücke „die Pseudopodien verschwinden, wenn auch eine schwache Protoplasmabewegung anfangs noch sichtbar ist, und daß das Stück mit der Zeit ganz abstirbt." „Ich hatte z. B.", fährt Gruber fort, „eine solche Amöbe am 14. April künstlich halbiert, am 16. war die eine Hälfte noch so beweglich wie anfangs, die andere aber war kugelig geworden und im Absterben begriffen; bei der Färbung erwies sich erstere als die kernhaltige, letztere als die kernlose Hälfte, und dasselbe Resultat ergaben alle anderen Versuche auch. Hier führt also die Entfernung des Kerns sofort auch eine Alterierung der Bewegungsfähigkeit herbei."

Diese beiden, an Aktinophrys sol und Amoeba Proteus ge-

---

1) Freib. Ber. 1886—1887, S. 15.

machten, einander widersprechenden Beobachtungen hat nun GRUBER nicht miteinander in Einklang gebracht, sondern vielmehr, auch nach seinen Beobachtungen an Infusorien, die allgemeine Behauptung aufgestellt, daß bei den Infusorien und überhaupt wohl bei den meisten Protozoen eine Alterierung der Bewegungsfähigkeit durch die Entfernung des Kerns nicht verursacht würde.

Obwohl ich die Richtigkeit der Beobachtungen GRUBER's an sich durchaus nicht bezweifle, so kann ich dennoch den Schlußfolgerungen desselben nicht die gleiche Tragweite beimessen. Bevor ich hierauf jedoch näher eingehe, will ich zuvor noch über die Untersuchungen berichten, welche ich selbst an Heliozoen angestellt habe.

An Actinosphaerium Eichhornii gelang es zwar durch tangentiale Schnitte kernlose Stücke der Rindenschicht abzutrennen; dieselben waren aber naturgemäß so klein, daß sie bereits nach 2—3 Stunden durch Verquellung zu Grunde gingen. Sie versuchten allerdings, sich nach der Teilung zur typischen Kugelgestalt abzurunden; dieselbe blieb aber immer an der Peripherie unregelmäßig ausgebuchtet: auch einige wenige Pseudopodien wurden ausgestreckt, sie waren aber relativ sehr kurz. Indessen will ich diesen Befunden keinen größeren Wert beilegen, weil bei der auffällig kurzen Lebensdauer kernloser Teilstücke von Actinosphaerium Eichhornii wahrscheinlich soviel pathologische Erscheinungen, wie z. B. übermäßige Wasserdiffussion, zu geringe Größe, etc., sich geltend gemacht haben werden, daß sich ein reiner Einfluß des Kerns nicht nachweisen läßt.

Dagegen führten die Versuche an Aktinophrys sol zu einwurfsfreieren Resultaten. Es ist infolge der großen Kleinheit des Objekts nicht leicht, dasselbe in einen kernlosen und kernhaltigen Teil zu trennen, man kann aber zuweilen durch einen leichten Druck mit der Nadel den Kern allein zum Austritt zwingen und hat dann den Vorteil großer kernloser Stücke.

Die auf diese Weise gewonnenen kernlosen Stücke zogen nun infolge des mechanischen Reizes einen Teil ihrer Pseudopodien schon während der Enukleation ein, einen andern Teil aber erst später, so daß 1—2 Stunden nach der Teilung nur noch ca. 20 Pseudopodien durchschnittlich vorhanden waren, während eine ebenso große intakte Aktinophrys ca. 50—60 Pseudopodien treibt. Die Gestalt der Pseudopodien war dabei die typisch normale, und die Länge derselben zeigte nur bei dem kleineren Teil eine Abnahme. Im Verlaufe der weiteren Kultivierung zeigte sich während des ersten Tages eine stetig sich steigernde Abnahme in der Zahl der Pseudopodien, sodaß 8 Stunden nach der Enucleation

in einem Versuche z. B. nur 7, in einem anderen 10 Pseudopodien vorhanden waren. Diese Anzahl war aber keine konstante, sondern schwankte, wenn auch nur in sehr engen Grenzen, indem ab und zu ein Pseudopodium eingezogen, nach einiger Zeit dafür ein neues gebildet wurde. Am zweiten Tage hatte sich die durchschnittliche Zahl der Pseudopodien noch etwas verringert, und am dritten waren im Mittel von sechs Versuchen nur noch 4—5 Pseudopodien vorhanden. Vom dritten Tage an nahmen die Pseudopodien auch an Länge sehr erheblich ab, während dieselben bis zum Ende des 2. Tages in ihrer Form und Gestalt normal geblieben waren. Da aber bei allen Versuchen am dritten Tage bereits der Tod der kernlosen Teilstücke eintrat, so können die kürzere Zeit vor dem Absterben auftretenden Erscheinungen nicht mehr mit Sicherheit auf den Einfluß des Kerns zurückgeführt werden. Derselbe hatte sich also nachweislich nur dahin geltend gemacht, daß die Zahl der Pseudopodien während der ganzen Lebensdauer der kernlosen Teilstücke weit hinter dem Mittel der kernhaltigen Stücke resp. gleich großer intakter Aktinophryen zurückgeblieben war.

Sehr wichtig für die genaue Beurteilung des Kerneinflusses war die sichere Entscheidung der Frage, ob eine Neubildung von Pseudopodien bei kernlosen Teilstücken von Aktinophrys vorkommt. Zu diesem Zweck wurde eine Aktinophrys sol auf dem heizbaren Objekttisch durch Erwärmen bis auf 34° C zum Einziehen aller Pseudopodien genötigt, und dann sofort enukleirt. Schon $^1/_4$ Stunde darauf begann dieselbe völlig normale Pseudopodien auszusenden, die Maximalzahl derselben überschritt aber während der ganzen dreitägigen Lebensdauer nicht die Zahl neun. Die Gestalt derselben zeigte dagegen bis wenige Stunden vor dem Tode keine Abweichungen von der normalen Form. Wenn also die Gestalt der Pseudopodien bei sämtlichen kernlosen Teilstücken von Aktinophrys sol die typische blieb, so werden wir aus diesem Befund jedoch nicht den Schluß ziehen dürfen, daß der Kern auf die Bewegung ohne Einfluß ist; denn offenbar sind die Heliozoen für die Entscheidung dieser Frage nicht geeignet, da die Form der Pseudopodien hier bereits durch die Bildung eines Axenfadens vorgezeichnet ist. Wir haben es bei den Heliozoen nicht mehr mit der Bewegung rein protoplasmatischer Massen zu thun, sondern bereits mit einem durch eine Art von Skelettbildung in seiner Gestaltungsfähigkeit beschränkten Plasma. Derartig spezialisierte Verhältnisse können aber nicht zur Basis so allgemeiner Behauptungen gemacht werden, wie dies von Seiten GRUBER's geschehen ist, welcher auf

Grund seiner besonders auf die Form der Pseudopodien an Aktinophrys sol gerichteten Beobachtungen den an den Infusorien gewonnenen Satz dahin erweiterte, daß der Kern wohl bei den meisten Protozoen ohne Einfluß auf die Bewegung sei.

Sehr viel schwerwiegender könnte indessen gegenüber der Verallgemeinerung meiner Befunde eine Angabe von VERWORN[1]) sein, welcher von kernlosen Teilstücken der Polystomella crispa angiebt, daß dieselben „bei hellem Wetter reichliche Pseudopodien ausgestreckt hatten."

Da aber VERWORN keine näheren Angaben darüber gemacht hat, in welcher Zeit nach der Teilung, in welcher Anzahl, ob in ganz normaler Weise etc. die Pseudopodien ausgestreckt wurden, so bedarf seine Beobachtung noch einer genaueren Prüfung. Ich habe es versucht, dieselbe an Polystomella crispa aus Triest anzustellen, allein die weitaus größte Anzahl der von mir untersuchten Tiere zeigte nach der Entkalkung mit Pikrinessigsäure und Färbung in Boraxkarmin in jeder Kammer einen Kern, sodaß dieselben für Teilungsversuche gänzlich unbrauchbar waren. Überhaupt konnte ich in der Anzahl der Kerne die allergrößten Schwankungen konstatieren. Während VERWORN angiebt, daß Polystomella crispa nur einen Kern hat, welcher in der Nähe der vorletzten Kammer liegen soll, fand ich unter 20 Präparaten nur ein einziges einkerniges; in mehreren waren 6—10 Kerne enthalten, welche gewöhnlich auf je eine Kammer verteilt waren, doch traf ich auch Kammern mit 2 Kernen. Die Kerne selbst zeigten meistens die Bläschenstruktur, bei einigen Individuen war aber ein Teil der Kerne in eine Unmenge kleiner, scharf umgrenzter, chromatischer Körner zerfallen, sodaß es nur bei vollständiger Zerstörung aller Pigmente des Foraminiferenkörpers durch 1 $^0/_0$ Salpetersäure und bei sorgfältiger Farbendifferenzierung in salzsaurem Alkohol möglich war, dieselben nachzuweisen. Bei einigen derselben konnte man außerdem immer noch im Zweifel sein, ob einzelne der feinen rotgefärbten Körner thatsächlich Kernteile waren. Möglicherweise hängen meine von den Angaben VERWORN's abweichenden Befunde damit zusammen, daß die mir zu Verfügung stehenden Polystomellen sich im Stadium der beginnenden Fortpflanzung befanden. Ich habe aber die Tiere zu so verschiedenen Zeiten untersucht und immer die gleichen Resultate erhalten, daß mir die Vielkernig-

1) MAX VERWORN, Biologische Protistenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXXVI.

keit der Polystomella crispa zum mindesten ein ebenso häufiger Zustand zu sein scheint, wie die Ein kernigkeit. Wie dem aber auch sein mochte, jedenfalls konnte ich bei der schwebenden Unklarheit über die Zahl und Form der Kerne keine exakten Teilungsversuche an Polystomella anstellen; ich kann aber auch angesichts dieser Thatsachen einen Zweifel nicht unterdrücken, ob in jedem Fall die von Verworn für kernlos gehaltenen Teilstücke vollkommen kernlos waren.

Die bisher in der Litteratur vorliegenden gegenteiligen Angaben sind daher nicht so schwerwiegend, um den bei Amoeba Proteus thatsächlich vorhandenen Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas in seiner Verallgemeinerung auf die gesamte amöboide Bewegung, also auf alle Rhizopoden einschränken zu können.

Es ist dabei durchaus nicht notwendig, wenn auch zwischen Kern und Protoplasma im wesentlichen gleiche Wechselbeziehungen herrschen werden, durch welche die Bewegung beeinflußt wird, daß deshalb überall die Aufhebung dieser Beziehungen durch künstliche Entfernung des Kerns auch die gleichen Bewegungsstörungen zur Beobachtung kommen läßt. Wie ich von den Heliozoen gezeigt habe, warum die Beseitigung des Kerns keine Veränderungen in der Form der Pseudopodien bedingte, ebenso können bei den verschiedenen Spezies der Amöben und Foraminiferen z. B. in Folge der verschiedenen Kohäsion durchaus verschiedene Bewegungsveränderungen die Folgeerscheinungen derselben Ursache, d. h. der Aufhebung des Kerneinflusses sein. Überall aber, glaube ich, wird sich ein gewisser Einfluß des Kerns auf die amöboide Bewegung des Protoplasmas nachweisen lassen; denn von vornherein wäre es zum mindesten höchst unwahrscheinlich, daß das funktionelle Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma, wie es bei der Bewegung der Amoeba Proteus zum Ausdruck kommt, nur ein zufälliges, dieser oder jener Spezies zukommendes und nicht von allgemeiner Bedeutung sein sollte.

Inwieweit nun die Resultate meiner Untersuchung auch auf die Bewegung der Flimmern und Muskeln ausgedehnt werden können, das läßt sich nach dem bisher vorliegenden Material noch nicht beurteilen. Wenn der Vorgang der zur Bewegung führenden Kontraktion bei den Flimmern und Muskeln aus dem Protoplasma in diese kontraktilen Elemente selbst verlegt ist, so wäre es sehr wohl möglich, daß der bei der amöboiden Bewegung in den Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma bestehende Einfluß des Kerns bei den Cilien und noch mehr bei den Muskeln

in den Hintergrund tritt, je mehr die kontraktilen Elemente selbstständiger wurden und sich von dem Protoplasma emanzipieren.

Die bisher angestellten einschlägigen Untersuchungen gedenke ich an einer anderen Stelle zu besprechen, wenn ich meine eigenen Beobachtungen hierüber zu einem gewissen Abschluß gebracht haben werde.

2. Über den Einfluß des Kerns auf die Verdauung.

Über den Einfluß des Kerns auf die Verdauung sind bisher exaktere Versuche noch nicht angestellt worden. Zwar haben bereits einige Forscher zu dieser Frage mehr oder weniger entschieden Stellung genommen; die ihren Schlußfolgerungen zu Grunde liegenden Beobachtungen sind aber einer zu verschiedenartigen Deutung fähig, um zu gesicherten positiven Resultaten führen zu können.

Der erste, welcher den Einfluß des Kerns auf die Verdauung überhaupt einer eingehenderen Diskussion unterzogen hat, ist GRUBER gewesen. Derselbe hatte bei Gelegenheit seiner schon oben mitgeteilten Beobachtungen über Aktinophrys sol unter den kernlosen Zerfallprodukten dieser Spezies auch solche Stücke beobachtet, bei denen sich Nahrungsbestandteile im Innern von Vakuolen eingeschlossen vorfanden. GRUBER [1]) selbst sagt hierüber — — „auch die großen Nahrungsvakuolen sieht man manchmal, in welchen große Nahrungsbestandteile verdaut werden.“ Welcher Natur diese Nahrungsbestandteile waren, ob dieselben ferner von den kernlosen Stücken selbst aufgenommen, oder bei dem Zerfall der normalen Aktinophryen denselben mitgegeben wurden, vor allen Dingen aber, ob die Nahrung auch thatsächlich verdaut wurde, dafür hat GRUBER keine Beweise beigebracht. Aus dem einfachen Vorhandensein von Nahrungskörpern in Vakuolen läßt sich doch durchaus kein Schluß ziehen, daß dieselben auch darin wirklich einer Verdauung unterliegen.

Eine zweite Beobachtung, aus welcher GRUBER auf eine Verdauung, ja sogar auf ein Wachstum kernloser Aktinophrysstücke geschlossen hat, besitzt aber ebensowenig Beweiskraft.

GRUBER berichtet hierüber folgendermaßen: . . . . „ich erhielt einmal ein Präparat einer kernlosen Aktinophrys, die im Begriff stand, mit einem ausgewachsenen kernhaltigen Individuum zu verschmelzen, von dem sie sich durchaus in nichts unterschied, sodaß man sie ohne Anwendung von Reagentien für ganz normal gehalten hätte. Hier hatte also jedenfalls ein Wachstum stattgefunden, da

1) loc. cit. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII, S. 65.

ja ein Ausschnitt aus dem peripheren Protoplasma einer Aktinophrys — also ein kernloser Splitter — ursprünglich immer nur einen kleinen Bruchteil eines ausgewachsenen Individuums darstellen kann."

Dieser Schlußfolgerung GRUBER's kann ich nicht beistimmen, da das Vorkommen kernloser Stücke von der Größe normaler ausgewachsener Aktinophryen sich in anderer Weise ganz natürlich erklären läßt. Hierauf führte mich folgender Versuch. Ich hatte eine große Aktinophrys mit einem durch die Körpermitte geführten Schnitt so halbiert, daß der Kern dabei herausgerissen wurde, und auf diese Weise zwei etwa gleich große kernlose Teilstücke entstanden waren, deren jedes, das eine einen grünen, das andere einen gelben Nahrungskörper einschloß. Die beiden Teilstücke lagen nun in demselben Wassertropfen zusammen und waren nach Verlauf einer Stunde einander so nahe gekommen, daß sie sich schließlich vereinigten und zu einem einzigen großen kernlosen Teilstück verschmolzen waren, welches nun fast die Größe der ursprünglichen kernhaltigen Aktinophrys besaß und sich nur durch seine geringere Anzahl der Pseudopodien (ca. 20) davon unterschied.

Durch diese Vereinigung kernloser Teilstücke, welche übrigens auch von GRUBER [1]) beobachtet worden ist, erklärt sich der vorher erwähnte, von diesem Forscher mitgeteilte vereinzelte Fall in einfachster Weise. Somit ist der Schluß, daß hier ein Wachstum und eine demselben naturgemäß voraufgegangene Verdauung stattgefunden habe, hinfällig, und die darauf basierte Folgerung GRUBER's, daß der Kern auf die Verdauung ohne Einfluß sei, zum mindesten unbewiesen.

In nicht so entschiedener Weise, aber doch in ähnlichem Sinne wie GRUBER, hat sich dann neuerdings BALBIANI [2]) für eine Einflußlosigkeit des Kerns auf die Verdauung ausgesprochen. BALBIANI machte die Beobachtung, daß kernlose Stücke von Cyrtostomum leucas, welche von dem Vorderende der Tiere abgetrennt waren und so das Peristom mitbekommen hatten, eine Menge von Nahrungskörpern aufnahmen und wieder entleerten. Seine Fütterungsversuche mit Stärkemehl führten nun zu dem Resultat, daß die aufgenommenen Stärkekörner in demselben intakten Zustand wieder ausgeworfen wurden, in welchem sie vorher gefressen waren. Die

1) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, S. 65.
2) loc. cit. S. 50 ff.

Stärke war also nicht verdaut worden, und die damit gefütterten Teilstücke lebten auch nach den Angaben BALBIANI's durchaus nicht länger als andere, welche keine Stärke aufgenommen hatten.

Inbezug auf die Verdauung von Eiweißstoffen hat BALBIANI keine Fütterungsversuche angestellt, dagegen aus dem Umstand, daß die Trichocysten der kernlosen Teilstücke in den letzten Stunden vor ihrem Tode teilweise verloren gingen, den Schluß ziehen wollen, daß dieselben resorbiert worden seien, daß also hier ein Prozeß der Selbstverdauung, also der Verdauung von Eiweißkörpern ohne Abhängigkeit vom Kern vorläge. Um diesen Schluß aber auch nur einigermaßen zu begründen, müßte doch erstens der Nachweis geführt werden, daß die Trichocysten aus Eiweißstoffen bestehen, vor allem aber, daß dieselben nicht, wie es nach den Schilderungen BALBIANI's sehr wahrscheinlich ist, einfach durch Verquellung zu Grunde gingen. BALBIANI beschreibt das Verschwinden der Trichocysten, welches stets ganz kurze Zeit vor dem Absterben der Teilstücke erfolgt, folgendermaßen:

Cette disparition n'est presque jamais complète, mais s'observe sur des régions plus ou moins étendues de la périphérie du corps, la mort survenant presque toujours avant que tous les trichocystes aient disparu. Ces organes paraissent d'abord plus clairsemés par places, puis disparaissent complètement dans certaines régions du corps, en même temps que la couche de plasma cortical que les renfermait. C'est la suite de cette destruction du plasma périphérique, que les granulations de l'endoplasme s'avancent j'usqu' au dessons de la cuticule. Comme, en même temps, les corps prend une forme plus ou moins sphérique ou ovalaire, l'on a sous les yeux une petite vésicule, ayant pour parvi la membrane mince formée par la cuticule, et renfermant dans son intérieur une masse claire avec des amas opaques de granulations. On voit sur un point de sa périphérie la vesicule contractile, tantôt très ample, tantôt très réduite, dont les contractions se manifestent encore de loin en loin. Ajoutons à ces changements de la dernière heure que les cils vibratiles disparaissent eux-mêmes sur certaines régions de la surface du corps. Les mouvements sont par suite presque totalement abolis et se réduisent à une rotation lente du corps sur lui-même. Enfin l'immobilité devient complète, la cuticule éclate sur un point du corps et laisse échapper le plasma, qui achève de se désorganiser au contact de l'eau.

Wie wir sehen, sind zu der Zeit, in welcher die Trichocysten teilweise verschwinden, bereits so hochgradige Störungen infolge

übermäßiger Wasseransammlung im Plasma aufgetreten, daß der partielle Verlust des Trichocysten durch einen Akt der Verquellung sehr viel ungezwungener erklärt werden kann, als durch einen im übrigen in keiner Weise bewiesenen Prozeß der Selbstverdauung. Aus dem Umstande aber, daß die kernlosen Stücke der Infusorien, wenn sie ein Peristom besitzen, Nahrung aufnehmen, folgt doch noch durchaus nicht, daß ihnen deshalb auch das Vermögen der Verdauung zukommt; denn die Nahrungsaufnahme der Infusorien steht zu dem Prozeß der Verdauung jedenfalls nicht in demselben Verhältnis wie bei denjenigen höheren Tieren, bei welchen derselbe infolge eines durch die Möglichkeit der Verdauung bedingten Hungertriebs erfolgt, sondern sie ist zu einem rein mechanischen Akt geworden. Deshalb besitzt die ganze Frage nach der Nahrungsaufnahme in ihren Beziehungen zum Kern überall da auch keine prinzipielle Bedeutung, wo die Nahrung ohne Mitwirkung lähmender oder tötender Sekrete von Seiten des Protoplasmas aufgenommen wird; sie ist dann im Zusammenhang mit der Bewegung und den Hilfsmitteln derselben zu beurteilen. Es könnten demnach die einen Protozoen, wie nach Balbiani z. B. Cyrtostomum leucas durch die Enukleation in ihrer Nahrungsaufnahme nicht geschädigt sein, soweit die Wimperbewegung durch die Aufhebung des Kerneinflusses nicht verhindert ist, andere dagegen, wie z. B. Amoeba Proteus, die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme verloren haben, weil mit der Enukleation die Ausscheidung des klebenden Sekrets unmöglich gemacht war, mit Hülfe dessen die Amöben allein imstande waren, sich an den Boden festzuheften und Nahrung aufzunehmen. Bei den Polystomellen konnten, nach den Angaben Verworn's, in den Pseudopodien der kernlosen Stücke noch lebende Infusorien sich verfangen und absterben; inwieweit dabei eine aktive Thätigkeit von Seiten des Protoplasmas der Polystomellen mit im Spiele war, konnte aber ebensowenig konstatiert werden wie eine Verdauung der Infusorien. Jedenfalls verträgt die ganze Frage nach der Nahrungsaufnahme kernloser Stücke keine generelle Behandlung, sondern ist in den einzelnen Gruppen je nach der Art der Nahrungsaufnahme in ihren Beziehungen zum Einfluß des Kerns getrennt zu untersuchen.

Nach dieser Besprechung der in der Litteratur vorliegenden Angaben, welche, wie wir gesehen haben, für die Annahme einer Einflußlosigkeit des Kerns auf die Verdauung durchaus keine Hinweise enthalten, gehe ich jetzt zu der Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über.

Schon bei Gelegenheit der ersten Versuche über die Bewegung der kernlosen Teilstücke war es mir aufgefallen, daß die Nahrungskörper, welche zufällig bei der Teilung in die kernlosen Stücke geraten waren, nach einiger Zeit, oft erst nach 5—6 Tagen ausgeworfen wurden. Unter denselben befanden sich ab und zu einige der Gattung Salpina angehörende Rädertierchen, deren Schalen teils ganz leer, teils aber auch noch mit sehr deutlichen Resten der Weichteile entleert wurden. Etwaige Irrtümer der Art, daß im letzteren Fall zufällig von außen in die Kulturen hineingeratene und abgestorbene Salpinen zu Verwechselungen mit ausgeworfenen Tieren Veranlassung gegeben hätten, sind bei der Art und Weise, wie die Versuche angestellt wurden, ausgeschlossen. Das Wasser, in welchem sich die isolierten Teilstücke befanden, war vor dem Gebrauch jedesmal durch ein dreifaches Filter gelaufen, also von allen Fremdkörpern möglichst befreit worden; außerdem habe ich mich nach jedem Wasserwechsel, welcher, um übermäßige Bakterienentwickelung und etwaigen Sauerstoffmangel zu verhüten, täglich mindestens zweimal vorgenommen wurde, stets durch sorgfältige Untersuchung davon überzeugt, daß außer den Amöbenstücken keine anderen Tiere oder etwaige Verunreinigungen in den auf dem ausgeschliffenen Objektträger befindlichen Wassertropfen vorhanden waren. Da ferner, wie ich schon früher erwähnt habe, die kernlosen Teilstücke das Vermögen des direkten Ortswechsels verloren hatten und infolgedessen immer an fast derselben Stelle des Wassertropfens liegen blieben, so fanden sich die ausgeworfenen Rädertierchen immer in unmittelbarer Nähe der kernlosen Teilstücke und waren deshalb um so leichter mit den vorher in den Teilstücken befindlichen Tieren zu identifizieren.

Ich stellte nun Parallelversuche an, indem ich Amöben, welche mehrere Rädertierchen gefressen hatten, so teilte, daß sowohl das kernlose als auch das kernhaltige Stück einen Anteil der Nahrung mitbekamen. Da aber das Material für größere Versuchsreihen zu spärlich war, die Teilstücke auch oft verhältnismäßig sehr klein ausfielen, so änderte ich die Versuche dahin ab, daß ich von einem Teil der Amöben möglichst große kernlose Teilstücke mit einem Rädertierchen abtrennte, von andern Amöben, welche gleichfalls Rädertierchen aufgenommen hatten, dagegen so viel Plasma, ohne den Kern zu berühren, abschnitt, bis die Größe der kernlosen und der kernhaltigen Teilstücke nahezu die gleiche war.

Die auf diese Weise erhaltenen Vergleichsobjekte zeigten die-

selben Verhältnisse wie die aus einer Amöbe genommenen Teilstücke. Die weitere tägliche Beobachtung ergab nun, daß aus den kernhaltigen Teilstücken immer leere Salpinaschalen, welche nur die chitinösen Teile des Kauapparats enthielten, im Durchschnitt nach 2—3 Tagen defäziert wurden, daß dagegen aus den kernlosen Stücken in dem einen Teil der Versuche gleichfalls leere Schalen, in einem andern Teil aber noch mit deutlichen Resten der Weichteile versehene Panzer zur Entleerung kamen und zwar in der Zeit vom 2. bis zum 7. Tage nach der Teilung. Die kernhaltigen Teilstücke hatten also die Rädertierchen stets völlig verdaut, von den kernlosen war dagegen nur ein Teil hierzu imstande gewesen, ein anderer nicht.

Durch diese Beobachtungen war es somit wahrscheinlich gemacht, daß die verdauende Thätigkeit des kernlosen Protoplasmas gegenüber dem kernhaltigen eine Abnahme erfahren hatte.

Ein sicherer Schluß auf die Rolle des Kerns konnte indessen hieraus nicht gezogen werden, da die Versuche nicht unter ganz gleichen Bedingungen angestellt waren. Einerseits waren nämlich die aufgenommenen Rädertierchen nicht von gleicher Größe, andererseits war aber auch die Zeit völlig unbestimmt, wie lange dieselben bereits in den intakten Amöben vorher der Verdauung unterzogen waren, ehe sie zur Teilung kamen. Es mußten daher die Versuche so angestellt werden, daß die Zeit der Nahrungsaufnahme genau bestimmt werden konnte, und die Menge der aufgenommenen Nahrung eine möglichst gleiche war. Zu diesem Zweck versuchte ich die Amöben zu füttern, und da mir so kleine Rädertierchen, wie sie allein von den Amöben bewältigt werden konnten, nicht in genügender Menge zur Verfügung standen, so verfütterte ich lebende Paramäcien. Es wurden hierzu eine Anzahl möglichst großer Amöben ausgewählt, welche keine irgendwie erheblichen Nahrungskörper in ihrem Protoplasma zeigten und außerdem einen Tag lang in gut filtriertem Wasser gehungert hatten, um sie auf einen annähernd gleichen Ernährungszustand zu bringen. Sodann wurden zu denselben einige mit Paramäcien dicht belebte Wassertropfen zugesetzt und nun unter dem Mikroskop die Aufnahme derselben durch die Amöben direkt beobachtet, nach der Aufnahme dann sofort isoliert. Man hat sich, wenn der Versuch sogleich gelingen soll, nur eines kleinen Kunstgriffs zu bedienen. Es dürfen nämlich die Amöben vor der Fütterung sowohl, wie beim direkten Zusatz der Nahrung nicht so stark beunruhigt werden, daß dieselben

vom Boden loslassen und frei im Wasser umherschwimmen. Eine Nahrungsaufnahme ist den Amöben nämlich nur dann möglich, wenn sie sich an der Unterlage festgeklebt haben; niemals habe ich es beobachten können, daß von einer frei flottierenden Amöbe ein Paramäcium aufgenommen worden wäre; im Gegenteil, in diesem Fall wirbelten die massenhaft vorhandenen Paramäcien durch ihre lebhaften Bewegungen die Amöben so sehr umher und reizten dieselben derartig, daß sie sich stark, oft bis zur Kugelform kontrahierten und nach 2—3 Tagen bei anhaltender Reizung zum größten Teil zu Grunde gingen.

Läßt man dagegen die Amöben mehrere Stunden vor der Fütterung völlig unberuhigt und wartet so lange, bis sich der größte Teil derselben an den Boden festgeklebt hat, so werden, wenn der Zusatz der Paramäcien auch so vorsichtig geschieht, daß die Amöben nicht von der Unterlage losgerissen werden, nach einigen Minuten immer eine beträchtliche Anzahl von Amöben gefressen haben. Ich habe mir auf diese Weise ca. 100 Amöben zu meinen Versuchen verschafft, deren Nahrungsaufnahme ich direkt beobachten konnte.

Bei dieser Gelegenheit will ich gleichzeitig über die Art und Weise, wie die Nahrung von den Amöben aufgenommen wird, einige Mitteilungen machen, zumal die Nahrungsaufnahme einmal selten zur Beobachtung gekommen ist — klagt doch AUERBACH, einer der besten Amöbenkenner, daß es ihm niemals gelungen sei, die Amöben fressen zu sehen — andererseits in neuerer Zeit hierüber von DUNCAN und LEIDY[1]), GREENWOOD[2]) und MEISNER[3]) Angaben gemacht sind, welche die von den älteren Forschern geschilderte Art der Nahrungsaufnahme an jeder beliebigen Körperstelle in Zweifel zu ziehen geeignet sind. Es sollen nämlich die Amöben vorwiegend mit ihrem sog. Hinterende, d. h. dem der Bewegungsrichtung entgegengesetzten Körperteil die Nahrungskörper in das Innere das Plasmas hineinziehen.

Dem gegenüber kann ich die zu den verschiedensten Malen angestellte Beobachtung entgegenhalten, daß bei Amoeba Proteus die Nahrung, speziell die Paramäcien an jeder beliebigen Körper-

1) P. M. DUNCAN, Studies amongst Amoeba. Popular science review 1877 (aus BÜTSCHLI BRONNS Klassen u. Ord., Bd. I, pag. 118).

2) GREENWOOD, On the digestive process in some Rhizopods. Journal of Physiology 1886, Vol. VII, No. 3 (aus MEISNER).

3) MEISNER, Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1888, Bd. XXXXVI, S. 498.

stelle aufgenommen wurden und zwar stets da, wo von Seiten des Paramäciums durch die andauernden Bewegungen ein Reiz auf die Amöbe ausgeübt wurde. Die Paramäcien, welche bis zu einer Amöbe herangeschwommen waren, blieben sehr häufig vor derselben, wie vor einem Hindernis stehen und machten mit ihren Wimpern fortwährende Kraftanstrengungen, als ob sie dasselbe überwinden wollten. Infolge dieses andauernden Reizes begann in der Amöbe das Protoplasma nach der Reizstelle hinzuströmen, indem sowohl zu den Seiten wie oberhalb des Paramäciums ein Plasmalappen über dasselbe herüberfloß, welcher nach etwa $^1|_2$ Minute dasselbe völlig von oben und den Seiten bedeckt hatte. Nun begann die Amöbe auch von unten den Boden des Raumes, in welchem das Paramäcium eingefangen war, mit Plasma völlig zu verschließen, und nach 1 bis $1^1|_2$ Minuten war die Nahrungsaufnahme und die Bildung der Nahrungsvakuole beendigt, in welcher das Paramäcium äußerst lebhaft und unruhig umherschwirrte. Zu Anfang war die Nahrungsvakuole gewöhnlich so groß, daß das Paramäcium, ohne seine Körpergestalt zu ändern, lebhaft im Kreise umherschwimmen konnte. Bald aber verengerte sich die Vakuole, das Paramäcium wurde zusammengepreßt und in der Mitte eingeknickt, ohne indessen seine flinken Bewegungen und Befreiungsversuche aufzugeben. Erst nach $^1/_4$ Stunde im Durchschnitt, selten früher, zuweilen jedoch erst nach 1—2 Stunden, wurde das Paramäcium bewegungslos und war durch die Verdauungssekrete der Amöbe getötet worden. Nur einmal konnte ich beobachten, wie ein Paramäcium noch 10 Stunden nach der Aufnahme lebhaft in der Vakuole umherschwamm und sich nach weiteren 2 Stunden befreit hatte. In diesem Falle war aber die Amöbe auffallend klein gewesen, etwa nur 3—4 mal so voluminös als das Paramäcium. Daß auch sonst Paramäcien, die bereits in eine Nahrungsvakuole eingeschlossen waren, sich in kürzerer Zeit, nach 1—2 Stunden, wieder befreiten, konnte bei sehr kleinen Amöben zuweilen, wenn auch selten, beobachtet werden, bei größeren jedoch nur dann, wenn dieselben zu kurze Zeit nach der Nahrungsaufnahme vom Boden losgelöst wurden, um sie zu isolieren. In diesen Fällen war die Nahrungsvakuole aber immer sehr gross gewesen und die in das aufgenommene Wasser derselben abgeschiedenen Verdauungssekrete wahrscheinlich zu sehr verdünnt, um eine tötende Wirkung früher hervorzurufen, bevor die Paramäcien durch ihre energischen Befreiungsversuche die noch dünne Vakuolenwand durchbrochen hatten. Die weitere Verdauung der Paramäcien

ging nun in einer normalen Amöbe derart vor sich, daß während die Verdauungssekrete die Tiere zur Verquellung brachten und aufweichten, einige Stunden nach dem Absterben derselben das Protoplasma an einer oder mehreren Stellen die Vakuole immer mehr ein engte und dieselbe mit dem darinliegenden Paramacium vollkommen durchschnürte und in mehrere Teile zerlegte. Es geht also mit dem chemischen Prozess der Verdauung gleichzeitig eine mechanische Zerkleinerung der Nahrung durch das Protoplasma Hand in Hand, welche natürlich nur da stattfindet, wo der Widerstand von Seiten des verdauenden Körpers nicht zu groß ist. Die Salpinen z. B. wurden niemals zerkleinert, die Paramäcien waren dagegen oft nach 4—5 Stunden in 10—12 Stücke zerlegt, um dann durchschnittlich in 3—4 Tagen vollkommen verdaut zu werden. Indessen kam es auch vor, dass die Paramäcien nicht zerkleinert wurden, sondern in toto unter allmähliger Volumabnahme der Verdauung anheimfielen. Die unverdaulichen Teile der Paramäcien müssen im allgemeinen außerordentlich klein gewesen sein, da ich eine Defäkation derselben niemals beobachten konnte, ein Umstand, der bei dem vorwiegend aus Protoplasma bestehenden Körper derselben auch sehr begreiflich erscheint.

Bevor ich nach dieser kurzen Abschweifung zur der Schilderung meiner Versuche zurückkehre, will ich an dieser Stelle noch eines Mittels Erwähnung thun, dessen ich mich mit Erfolg bedient habe, um den Vorgang der Eiweißverdauung seiner Intensität nach direkt verfolgen zu können.

Ich machte nämlich die Beobachtung, daß verdünnte wässrige Lösungen von Bismarckbraun — eine Farbe, die nach den Angaben von K. Brandt [1]) eine Anwendung intra vitam gestattet — selbst bei mehrtägiger Einwirkung auf die Amöben das Plasma völlig ungefärbt ließen, dagegen schon nach 5—10 Minuten langer Anwendung die eiweißhaltigen Nahrungskörper in verschiedenen Tönen von blassgelb bis intensiv dunkelbraun färbten. Wurden die Amöben ca. 1 Stunde lang in Bismarckbraun gelassen, so färbte sich auch die Flüssigkeit der Nahrungsvakuolen in wechselnden Tönen entsprechend der Farbe der in denselben enthaltenen Nahrungskörper; schließlich nach ca. 12—24stündiger Einwirkung nahmen im Plasma größere oder kleinere Kugeln einer Substanz, welche mit dem Plasma gleiches Brechungsvermögen besitzt und

1) K. Brandt, Die Koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. 13. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin 1885.

deshalb ohne Färbung unsichtbar bleibt, einen gleichartig mattgelben Ton an. Das vollkommen ungefärbte Plasma erschien dann wie von blaßgelben zarten Vakuolen durchsetzt, zwischen denen es ein breites, farbloses Netzwerk darstellte. Wir haben es hier aber nicht mit Nahrungsvakuolen gewöhnlicher Natur zu thun, wie ich aus später anzuführenden Gründen gleich hervorheben will, sondern mit Eiweißkugeln, die zu dem Protoplasma in demselben Verhältnis stehen, wie z. B. im Ei die Dotterkörnchen zum Bildungsplasma. Der Umstand nun, daß die kompakten eiweißhaltigen Nahrungskörper in den verschiedensten Intensitäten gefärbt wurden, forderte zur weiteren Untersuchung der Ursachen für dieses wechselnde Verhalten desselben Farbstoffs auf.

Es wurden daher Amöben, welche nur Paramäcien gefressen hatten, sofort nach der Aufnahme in eine Lösung von Bismarckbraun übertragen. Dieselbe war mit vorher zum Zweck der Sauerstoffsättigung stark geschütteltem, sodann sorgfältig filtrirtem Leitungswasser in dem Verhältnis von 1:20000—30000 hergestellt worden, sodaß sie in dünnen Schichten nahezu farblos erschien. Die Amöben befanden sich in derartigen Lösungen völlig normal und zeigten selbst bei unausgesetzter sechstägiger Einwirkung keine wahrnehmbaren funktionellen Störungen, wenn nur die Lösung oft genug erneuert wurde. Die Versuche wurden aber stets so ausgeführt, daß die Einwirkung der Färbung über $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nicht ausgedehnt wurde, weil diese Zeit völlig genügte, um den jeweiligen maximalen Färbungsgrad der Nahrungskörper zu erzielen. Unter dem Einfluß des reinen Wassers ging dann der Effekt der Färbung nach einiger Zeit allmählich wieder zurück d. h. die Farbe wurde wieder ausgewaschen.

Solange nun die Paramäcien in den Amöben lebten, also im Durchschnitt $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde, färbten sich dieselben durchaus nicht; auch 1—2 Stunden nach dem Aufhören der Bewegung, wenn die Paramäcien bereits lange tot erschienen, konnte eine Färbung nur sehr selten erzielt werden. Erst ca. 3—4 Stunden nach der Aufnahme, als die Infusorien schon stark deformiert und zweilen in mehrere Stücke zerlegt waren, nahmen dieselben bei 10—15 Minuten langer Färbung einen gelben Ton an. Dieser Farbenton konnte nun von Stunde zu Stunde gesteigert werden, sodaß, wenn die Färbung nach 12 Stunden wiederholt wurde, die Paramäcienstücke der Mehrzahl nach bereits intensiv gelb, teils sogar braun erschienen. Wurde die Färbung sodann am zweiten und dritten Tag von neuem angewandt, wenn die Nahrungsballen inzwischen

:lstücke in reinem Wasser wieder
aren meistens sämtliche Nahrungs-
zeigten diesen Farbenton, auch wenn
.inimaler Größe geschwunden waren.
ht also hervor, daß sich die Färbung
.er Verdauung unterliegenden Eiweiß-
ch mit zunehmender Verdauung pro-

h nun sofort die Resultate der früheren
.öben, deren Nahrungsaufnahme nicht
nit den verschiedenen Abstufungen der
ırkungsdauer. Waren nämlich die Nah-
erdaut gewesen, so färbten sie sich noch
dagegen durch die Verdauungssekrete an-
intensiver wurde der Farbenton. Da aber
rschiedensten Zeiten Nahrung aufgenommen
selbe Färbung natürlich die verschiedensten
n.

en diese Deutuug vielleicht den Einwand er-
ufungen der Farben in keiner direkten Be-
zeß der Verdauung der Eiweißkörper ständen,
gkeit, Bismarckbraun aufzunehmen, dem toten
zukäme, so daß die Farbensteigerung nur eine
tenden Absterbens und der damit verbundenen
ıg des Protoplasmas wäre.
ge zu entscheiden, wurden einige Hundert Para-
wärmen in Wasser bis auf 45° C, andere im
wieder andere in verschiedenen Reagentien, z. B.
ure, Essigsäure etc. abgetötet und sodann in die
ge Lösung von Bismarckbraun ($\frac{1}{10000}$) übertragen.
ahmen nach 3tägiger ununterbrochener Einwirkung
n Farbenton an, als ihn die Lösung selbst zeigte.
nur einen ganz mattgelben Schimmer erkennen.
n Zeitraum und bei gleicher Stärke der Farbstoff-
dagegen auch unzerlegte Paramäcien, welche in den
Verdauung unterzogen waren, stets intensiv gelb-
t. Nur in einem einzigen Falle wurden die Para-
siver gefärbt als die Farbstofflösung und zwar bei
derselben mit stark verdünnter Salzsäure, welche be-
nnlich wie die Verdauungssekrete, hydrolytische Wir-
das Eiweiß besitzt.

Hieraus folgt, daß ganz bestimmte, gerade durch den Prozeß der Verdauung aus dem Protoplasma entstehende Eiweißverbindungen eine besonders starke Verwandtschaft zum Bismarckbraun besitzen müssen; die Färbung derselben mit Bismarckbraun zeigte sich bei der großen Anzahl von Versuchen, welche ich angestellt habe, als ebenso zuverlässig, wie z. B. die Kernfärbung durch irgend ein Karmin.

Es färbten sich auch mit Bismarckbraun nicht nur die von den Amöben der Verdauung unterzogenen Paramäcien, sondern ebenso auch andere Infusorien wie z. B. Urocentrum turbo, Halteria und auch verschiedene Rotatorien, welche gefressen worden waren.

Überhaupt scheint es, daß das Bismarckbraun zu den Verdauungsprodukten der Eiweißkörper ganz allgemein die gleichen Beziehungen zeigt; denn ich konnte die Beobachtung machen, daß auch die Nahrungsballen anderer Protozoen, wie Paramäcien, Stylonychien, Vorticellen, Acineten, bei Anwendung von Bismarckbraun intra vitam dieselben Färbungen zeigten wie bei Amoeba Proteus. In ganz gleicher Weise verhielten sich aber auch alle bisher daraufhin untersuchten Metazoen, so Spongilla fluviatilis, Hydra grisea, Nais elinguis, Cyclops coronatus, Asellus aquaticus, die Larve von Corethra plumicornis, und noch einige andere nicht genauer zu bestimmende Dipterenlarven. Bei den Tieren mit einem Darmkanal, so z. B. bei Corethra plumicornis wurden außer bestimmten Nahrungsballen auch die Darmzellen gefärbt, aber nur in den verdauenden Abschnitten des Darmtraktus, und zwar die dem Darmlumen zunächst liegenden bedeutend intensiver als die an der äußeren Oberfläche befindlichen Entodermzellen. Auch der direkte Versuch mit Muskelfleisch vom Kalb, welches durch einen pankreatischen Auszug verdaut wurde, führte zu demselben Resultat. Nach 3—4stündiger Verdauung färbte das Fleisch sich intensiv braun, während eine gleiche Portion desselben Fleisches, welches ohne den pankreatischen Auszug direkt in dieselbe Bismarckbraunlösung gelegt wurde, farblos blieb.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, daß wahrscheinlich die Eiweißkörper durch die Verdauung bei den Protozoen denselben Veränderungen unterliegen werden wie bei den Metazoen.

Ob es möglicherweise noch andere Stoffe giebt, welche bei gleicher Behandlung mit verdünnten wässrigen Bismarckbraunlösungen dieselben Eigenschaften zeigen, das zu entscheiden fehlen mir vor der Hand die notwendigen Untersuchungen. Stärke, unverdaut oder in Verdauung begriffen konnte jedenfalls nicht in gleicher Weise gefärbt

werden. Für die hier vorliegenden speziellen Versuche war diese Frage aber irrelevant, da bei denselben ja nur Eiweißkörper verfüttert wurden; diesen gegenüber aber habe ich das Verhalten des Bismarckbrauns dahin sicher feststellen können, daß dieser Farbstoff das lebende Protoplasma nicht zu tingieren imstande ist, das tote Eiweiß nur in einer der Stärke der Farbstofflösung entsprechenden Intensität färbt, wenn dasselbe aber in Verdauung begriffen ist, darin aufgespeichert und kumuliert wird.

Nach diesen für das Verständnis der nachfolgenden Darstellung notwendigen Vorbemerkungen kehre ich zu der Schilderung der eigentlichen Versuche zurück.

Nachdem eine Anzahl von Amöben unter den angegebenen Bedingungen mit Paramäcien gefüttert waren, wurden dieselben, wie bei den Versuchen mit den Rädertierchen, so geteilt, daß, wenn mehrere Paramäcien aufgenommen waren, beide Teilstücke ihren Anteil an Nahrung bekamen. Da aber die Teilung nicht immer so eingerichtet werden konnte, daß die Teilstücke gleich groß waren, die Größe des Protoplasmas jedoch von wesentlichem Einfluß auf die Intensität der Verdauung ist, so wurde aus einem Teil der Amöben nur der Kern mit möglichst wenig Protoplasma entfernt, einem andern Teil dagegen soviel Plasma abgeschnitten, daß die so entstandenen kernhaltigen Stücke entweder ebenso groß oder kleiner waren als die kernlosen Teilstücke. Auf diese Weise waren für die Versuche vergleichbare Bedingungen geschaffen. Für den weiteren Verlauf derselben war es nun von größter Wichtigkeit, ob die Teilung der Amöben zu einer Zeit vorgenommen wurde, wenn in denselben die Paramäcien noch lebten, oder erst, wenn dieselben schon abgestorben waren, also im Durchschnitt $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach der Aufnahme. Im ersten Falle wurden die kernhaltigen Stücke zwar weniger davon beeinflußt, vorausgesetzt, daß dieselben nicht zu klein bemessen wurden. Dann konnte es sich unter Umständen ereignen, wenn z. B. das Amöbenplasma an Volumen nur das Doppelte des Paramäciums betrug, daß das letztere durch seine energischen Befreiungsversuche die Vakuolenwand durchbrach und aus seinem Gefängnis nach einigen Stunden entkam. In diesen Fällen konnte also das kernhaltige Protoplasma wegen zu geringer Größe die zum Abtöten der Paramäcien notwendige Menge an Verdauungssekreten nicht liefern. Größere kernhaltige Amöben ließen aber ihre einmal aufgenommenen Paramäcien nicht mehr entkommen.

Wenn dagegen die Amöben so geteilt wurden, daß in die

kernlosen Stücke die lebenden Paramäcien hineinkamen, dann befreiten sich dieselben in der überwiegenden Zahl der Fälle und brachen fast immer nach 2—3 Stunden aus der Vakuole aus, auch wenn das Volumen des Amöbenplasmas ca. 10 mal so groß als das der Paramäcien war. Einmal habe ich sogar ein kernloses Amöbenstück beobachtet, bei welchem ein Paramäcium $2^1/_4$ Tag lebend in der Vakuole umherschwamm und sich dann erst befreite. Nur in seltenen Fällen gelang es, kernlosen Stücken noch lebhaft bewegliche Paramäcien abzutöten, gewöhnlich auch nur dann, wenn die Teilung nicht sofort nach der Aufnahme erfolgte. Infolge dieses Verhaltens mußten die Versuche so eingerichtet werden, daß die Paramäcien in den Amöben erst abstarben, bevor zur Teilung derselben geschritten werden konnte. Im Durchschnitt erfolgte daher die Teilung $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde, zuweilen auch erst 1—2 Stunden nach der Aufnahme.

Während nun die kernhaltigen Stücke ihre Nahrung, sei es daß sie 1, 2 oder mehr Paramäcien aufgenommen hatten, innerhalb 3—4 Tagen stets bis auf verschwindende Reste verdauten, ohne davon irgend welche wahrnehmbaren, unverdauten Teile zu defäzieren, behandelten die kernlosen Stücke ihre aufgenommene Nahrung je nach der Menge derselben verschieden. War die Nahrungsmasse relativ groß, d. h. wenn z. B. 2 oder 3 Paramäcien vorhanden waren, so wurden entweder alle oder nur ein Teil, 1 oder 2 davon ausgeworfen, welche an ihrer Peripherie leicht durch die Verdauungssekrete verquollen waren. Wenn dieselben, was öfters vorkam, in mehrere Stücke zerlegt waren, so wurde der größte Teil dieser Stücke gleichfalls entleert und zwar nicht stets auf einmal, sondern nacheinander in bestimmten Zwischenräumen, einzelne zuweilen erst nach 6 Tagen. Auch diese Stücke waren stets noch kompakt, und zeigten nur geringe Grade der Verdauung. Die nicht ausgeworfenen Teile der Nahrung wurden völlig verdaut. War die ursprüngliche Nahrungsmenge klein, z. B. nur 1 Paramäcium gefressen worden, dann konnte dasselbe zuweilen ganz verdaut werden; in der überwiegenden Zahl der Fälle wurden indessen auch hiervon noch größere oder kleinere Teile unverdaut entfernt. Es folgt somit aus diesen Beobachtungen, daß die kernlosen Stücke nur bestimmte kleine Teile ihrer Nahrung zu verdauen imstande waren.

Die Bismarckbraunfärbung ergab nun folgende Resultate. In den ersten Stunden nach der Nahrungsaufnahme konnten im allgemeinen in beiden Teilstücken die Paramä[illegible]t gefärbt

werden; in wenigen Fällen traten in den kernhaltigen Stücken allerdings schon nach 1 Stunde die ersten Anzeichen der Färbung ein. Nach 3—4 Stunden waren gewöhnlich in den kernhaltigen Stücken die Paramäcien bei 15 Minuten langer Einwirkung des Farbstoffs bereits gelblich zu tingieren und zwar um so intensiver, je mehr dieselben zerkleinert waren. Bei den kernlosen Stücken ergab nach derselben Zeit die Färbung sehr wechselnde Bilder. Waren mehrere Paramäcien aufgenommen und nicht weiter zerkleinert worden, so färbten sich dieselben meistenteils ebensowenig wie in den ersten Stunden; nur davon abgeschnürte Stücke besaßen schwaches Imbibitionsvermögen. War dagegen nur 1 Paramäcium gefressen worden, so konnte sich dasselbe in einem Teil der Versuche in gleicher Intensität färben wie in den kernhaltigen Stücken, in andern ebenso häufigen Fällen blieb es dagegen auch noch ungefärbt.

Am zweiten und dritten Tage waren in den kernhaltigen Stücken fast stets sämtliche Paramäcienstücke nach 15 Minuten langer Einwirkung intensiv gelbbraun gefärbt; in den kernlosen Stücken, falls noch nichts ausgeworfen war, zeigte aber immer nur ein Teil der Nahrungsballen denselben Farbenton, ein anderer erschien oft noch am 6. Tage nur mattgelb oder mit seiner Eigenfarbe. Diese wenig oder gar nicht gefärbten Paramäcienstücke waren es auch, welche dann unverdaut entleert wurden. Wenn nach dieser Zeit, also am 4., 5. resp. 6. Tage das Bismarckbraun von neuem zugesetzt wurde, so zeigten sich die kernhaltigen Stücke durchsetzt von einer Menge feiner, intensiv brauner Körnchen, den letzten Resten der Paramäcien; dieselben waren in den kernlosen Stücken gleichfalls vorhanden, aber bei ursprünglich gleichen Nahrungsmassen stets in bedeutend geringerer Anzahl als in den kernhaltigen Stücken, so lange die totale Resorption derselben in den Letzteren, welche sich schneller vollzog als in den kernlosen Stücken, nicht zu einem völligen Schwinden derselben geführt hatte, was z. B. vom 7. Tage ab der Fall sein konnte.

Die Bismarckbraunfärbung zeigt uns demnach, daß in den kernlosen Teilstücken thatsächlich eine Verdauung stattfand, daß dieselbe aber gegenüber den kernhaltigen Stücken sowohl der Zeit nach, als auch an Intensität eine erhebliche Abnahme erfahren hatte.

Versuchen wir es nun, aus den mitgeteilten Beobachtungen auf unsere Hauptfrage eine Antwort zu geben, ob der Kern auf die Verdauung von Einfluß ist oder nicht.

Wäre das letztere der Fall, so könnten wir mit Recht erwarten, daß die aufgenommene Nahrung in den kernlosen Stücken der Amöbe in der gleichen Weise verdaut werden müßte wie in den kernhaltigen.

Dies traf jedoch, wie die Versuche zeigten, nicht zu; denn

1) besaßen die kernlosen Stücke in den meisten Fällen nicht das Vermögen, noch lebende Paramäcien abzutöten, während viel kleineren kernhaltigen Stücken diese Fähigkeit innewohnte;

2) wurde aus den kernlosen Stücken, wenn die Nahrung eine bestimmte Menge überschritt, ein Teil derselben stets unverdaut ausgeworfen, während kleinere, kernhaltige Stücke ihre Nahrung unabhängig von der Größe derselben stets bis auf verschwindende Reste verdauten;

3) wurden in den kernlosen Stücken diejenigen Nahrungsballen, welche überhaupt zur Verdauung kamen, wie die Bismarckbraunfärbung zeigte, langsamer und weniger intensiv verdaut als in den kernhaltigen Stücken.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß die verdauende Kraft, d. h. die Menge der verdauenden Sekrete in den kernlosen Stücken eine geringere gewesen sein muß als in den kernhaltigen, daß demnach der Kern auf die Verdauung, soweit es sich um den wichtigsten Teil derselben, die Abscheidung von Verdauungssäften von seiten des Protoplasmas handelt, von entschiedenem Einfluß sein muß.

Inwieweit erstreckt sich nun dieser Einfluß?

Wir haben mit Hilfe der Bismarckbraunfärbung den Nachweis führen können, daß bestimmte Mengen von Nahrung von dem kernlosen Protoplasma zweifellos verdaut werden konnten.

Wenn wir jedoch berücksichtigen, daß die gefressenen Paramäcien bis zu ihrem Tode, also $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde durchschnittlich, in den ungeteilten Amöben verbleiben mußten, daß ferner während dieser Zeit bestimmte Mengen von Verdauungssäften vom Protoplasma bereits ausgeschieden sein mußten, um die Paramäcien zu töten, dann werden wir es uns erklären können, weshalb kleinere Teile der aufgenommenen Nahrung auch weiter verdaut werden konnten. Es wirkten eben die in den ungeteilten Amöben erzeugten, den kernlosen Stücken nur mitgegebenen Sekrete fermentativ weiter und vermochten eine ihrem eigenen Volumen entsprechende Nahrungsmenge in lösliche Form überzuführen, d. h. zu verdauen, ohne daß dabei das Amöbenprotoplasma eine weitere aktive Thätigkeit zu entfalten brauchte. Waren diese Sekrete in größerer Menge

vorhanden, dann konnten auch größere Teile der gefressenen Paramäcien verdaut und dementsprechend eine intensivere Bismarckbraunfärbung erzielt werden; bekamen die kernlosen Teilstücke dagegen nur geringere Massen von Sekreten mit, dann wurde die Hauptmasse der Nahrung ausgeworfen und die Bismarckbraunfärbung ergab schwächere Farbentöne. Die Fütterungsversuche konnten eben nicht so angestellt werden, daß erst nach der Teilung der Amöben die Paramäcien zugesetzt wurden; denn die kernlosen Stücke hatten ja die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme völlig verloren, und alle Versuche dieselben unter den verschiedensten Bedingungen zu füttern, verliefen gänzlich resultatlos, während die kernhaltigen Teilstücke stets wieder Nahrung aufnehmen konnten. Da also die Versuche, nur in der oben angegebenen Form angestellt werden konnten, so läßt die durch die besondere Art und Weise derselben bedingte thatsächlich vorhandene Verdauung der kernlosen Teilstücke durchaus nicht den Schluß zu, daß die Verdauungssekrete von dem kernlosen Plasma abgeschieden worden seien; vielmehr haben wir genügende Gründe zu der Annahme, daß das kernlose Plasma einer Neubildung verdauender Sekrete unfähig ist. Denn wenn dasselbe dieses Vermögen besessen hätte, dann wäre kein Grund einzusehen, warum die kernlosen Stücke nicht stets imstande waren, noch lebende Paramäcien abzutöten; besaßen doch die kernhaltigen Stücke diese Fähigkeit, auch wenn sie erheblich kleiner waren. In gleicher Weise — und auf diesen Umstand ist der größte Nachdruck zu legen — hätten die kernlosen Stücke auch stets ihre gesamte Nahrung, ebenso wie die kernhaltigen Stücke verdauen müssen; wenn sie dagegen thatsächlich nur bestimmte kleine Teile derselben zu verdauen imstande waren, entsprechend der Menge des ihnen bei der Teilung mitgegebenen Sekrets, einen andern Teil der Nahrung dagegen unverdaut auswarfen; dann müssen wir daraus den Schluß ziehen, daß das kernlose Plasma das Vermögen der Sekretion verdauender Säfte eingebüßt hatte. Denn für das Auswerfen unverdauter, an sich jedoch sehr wohl verdaulicher Nahrungsballen ist durchaus kein andererer Grund aufzufinden, wie die kernhaltigen Kontrollstücke zeigten, welche unter denselben Existenzbedingungen gehalten wurden.

Man könnte hierfür vielleicht eine durch den Akt der künstlichen Teilung möglicherweise hervorgerufene Reizung des Protoplasmas verantwortlich machen wollen, allein dann hätte die Entleerung der Paramäcien, ähnlich wie wir dies bei der Teilung

der Infusorien so oft beobachten können, sofort nach der Teilung erfolgen müssen. Ich habe dagegen das Auswerfen unverdauter Paramäcien durchschnittlich nach 3—4 Stunden, sehr oft erst am 2. Tage beobachten können, in einzelnen Fällen sogar am 6. Tage nach der Teilung.

Es bleibt somit keine andere Möglichkeit übrig, als das Auswerfen der unverdauten Nahrung darauf zurückzuführen, daß das kernlose Protoplasma nicht die Fähigkeit besitzt, Verdauungssäfte zu sezernieren. Es wird sich infolgedessen gegenüber den in ihm vorhandenen, an sich verdaulichen Stoffen ebenso verhalten wie das kernhaltige Plasma oder normale Amöben gegen unverdauliche Körper oder Fäces. Denn die eigentliche direkte Veranlassung zu dem mechanischen Prozeß der Defäkation wird in kernlosen wie kernhaltigen Teilstücken die gleiche sein. Versuchen wir es, für den Prozeß der Defäkation in einer intakten Amöbe eine Vorstellung zu gewinnen, so werden wir annehmen können, daß auf jeden in eine Vakuole aufgenommenen Körper die Amöbe zunächst mit ihren Verdauungssekreten zu reagieren versuchen wird. Ist der Körper ein verdaulicher, z. B. ein Eiweißkörper, so wird diese Reaktion von Erfolg begleitet sein, und eine dem Volumen des angewandten Sekrets entsprechende Menge gelösten Eiweißes durch die Vakuolenwand in das Protoplasma diffundieren. Durch diese Diffusion wird aber der Nahrungskörper einen chemischen Reiz auf das Protoplasma ausüben können und dasselbe so lange zur Absonderung neuer Sekrete veranlassen, als dieser Reiz anhält, d. h. als noch verdauliche Stoffe vorliegen.

Wenn dieselben dagegen verbraucht sind, oder wenn die aufgenommenen Körper von vornherein unverdaulich waren, dann wird der durch die Sekrete ausgelöste Reizzustand unterbleiben, und die betreffenden Stoffe werden deshalb von dem Protoplasma als Faeces resp. unverdauliche Fremdkörper behandelt, d. h. ausgeworfen werden.

Dieselbe Veranlassung zur Defäkation wird aber auch eintreten, wenn der von dem Nahrungskörper ausgehende chemische Reiz deshalb nicht hervorgerufen wird, weil die zu seiner Auslösung nötigen Verdauungssekrete mangeln, derselbe wird dann die gleiche Rolle spielen wie ein unverdaulicher Fremdkörper in einer ungeteilten Amöbe, und von dem Protoplasma defäcirt werden, auch wenn er noch so leicht verdauliche Stoffe enthält. Das letztere war aber bei den kernlosen Stücken der Fall, von diesen wurden verdauliche Stoffe defäciert, ohne daß dafür ein anderer Grund aufzufinden war; somit konnte nur der Mangel an verdauenden

Sekreten die Veranlassung zur Defäkation unverdauter Paramäcien gewesen sein.

Wenn ich nun vorher habe zeigen können, daß für diesen Mangel keine andere Ursache vorlag, als die Entfernung des Kerns, dann wird der Schluß berechtigt erscheinen, daß der Kern auf die Verdauungsfähigkeit des Protoplasmas insoweit von Einfluß ist, als es dem Protoplasma nur unter der Mitwirkung des Kerns möglich ist, verdauende Sekrete zu produzieren.

Obwohl ich bisher nur eine einzige Form aus Mangel an geeignetem Material bezüglich des Kerneinflusses auf die Verdauungsfähigkeit des Protoplasmas untersucht habe, stehe ich doch nicht an, die Resultate meiner Untersuchung auf sämtliche verdauenden Zellen zu verallgemeinern; denn in dem Prozeß der Verdauung haben wir es jedenfalls mit einem so elementaren, in dem Wesen der Zelle begründeten Lebensprozeß zu thun, daß ein prinzipiell verschiedenes Verhalten desselben in den einzelnen Formen von vornherein zum mindesten sehr unwahrscheinlich ist.

Ich thue dies um so eher, als bereits SCHMITZ[1]), KLEBS[2]) und BALBIANI[3]) den Nachweis geführt haben, daß auch die Sekretion anderer Stoffe, so bei den Pflanzen einer Cellulosemembran, bei den Infusorien einer Cuticula, in unbedingter Abhängigkeit vom Kern steht.

Es ist somit wahrscheinlich, daß das Protoplasma überhaupt, wenn es einmal unter dem Einfluß des Kerns gestanden hat, durch die Aufhebung desselben die Fähigkeit der Sekretion im weitesten Sinne verloren hat.

Inwieweit auch die Assimilation und das durch dieselbe bedingte Wachstum in Abhängigkeit vom Kern steht, habe ich nicht weiter entscheiden können.

Meine Versuche, kernlose Amöbenstücke in Peptonlösungen zu kultivieren, scheiterten bisher an der Schwierigkeit, reine Peptonlösungen von neutraler Reaktion zu erhalten.

Eine experimentelle Entscheidung dieser Frage auf einem andern Wege als durch Kultivierungen in bereits verdauten Nährstofflösungen wird aber wohl stets auf die unüberwindlichen Schwierigkeiten stoßen, welche durch die Aufhebung der Verdau-

---

1) loc. cit.
2) loc. cit.
3) loc. cit.

ungsfähigkeit, der Vorbedingung für die Assimilation und das Wachstum gegeben sind.

Hier wird allein die direkte Beobachtung des Kerns während seiner Thätigkeit in der Zelle zum Ziel führen können, und die bekannten Untersuchungen von HABERLANDT [1]) und KORSCHELT [2]) haben es auch bereits sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Assimilation und das Wachstum des Protoplasmas gleichfalls unter dem Einfluß des Kerns stehen.

3. Ueber den Einfluß des Kerns auf die Funktionen der kontraktilen Vakuole.

Die Funktionen der kontraktilen Vakuole sind in ihren Beziehungen zum Kern von BALBIANI [3]) bereits genauer untersucht worden. Dieser Forscher konnte bei Cyrtostomum leucas und Prorodon niveus konstatieren, daß die kontraktile Vakuole auch in den kernlosen Teilstücken zu pulsieren fortfährt, nur ihren Rhythmus um so mehr verlangsamt, je schwächer sich die gesamten Lebensprozesse äußern und je mehr die Teilstücke ihrem definitiven Ende entgegengehen. Auf Grund dieser Beobachtungen sprach sich BALBIANI in Uebereinstimmung mit GRUBER [4]) mit Recht für eine Einflußlosigkeit des Kerns auf die Funktionen der kontraktilen Vakuole aus. Bei Prorodon niveus beobachtete BALBIANI sodann, daß, wenn bei der Teilung die kernlosen „Merozoiten" [5]) die kontraktile Vakuole nicht mitbekommen hatten, in denselben dennoch nach einiger Zeit eine neue Vakuole pulsierte. BALBIANI will dieselbe allerdings nicht als eine „organische Neubildung" auffassen, sondern leitet die neue kontraktile Vakuole von einer lokalen Erweiterung in den zuführenden Kanälchen der alten Vakuole ab, welche infolge ihres durch die ganze Zelle sich erstreckenden Verlaufs bei der Teilung immer in die kernlosen Teilstücke mit hineingekommen sein müssen.

Es steht diese Deutung mit der allgemeinen Auffassung BALBIANI's von der Natur der kontraktilen Vacuole in Zusammenhang, in welcher er ein „Organ" der Zelle sieht. Verlassen wir

---

1) HABERLANDT, Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

2) KORSCHELT, Ueber die Bedeutung des Kerns für die tierische Zelle. Sitzungsber. Ges. Nat. Fr. Berlin 1887. No. 7.

3) loc. cit.

4) GRUBER, loc. cit. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXXVIII.

5) Unter „Merozoiten" versteht BALBIANI die kernlosen Teilstücke.

aber diesen jedenfalls nur für einzelne ganz spezielle Fälle zutreffenden Standpunkt, und betrachten wir die kontraktilen Vakuolen in der Form, wie sie bei den Rhizopoden ausschließlich, bei den Infusorien aber sehr häufig vorkommen, als Flüssigkeitstropfen im Plasma von bestimmtem chemischen Charakter, welche nach der jedesmaligen Entleerung als solche zu existieren aufhören und demnach auch normaler Weise stete Neubildungen sind; dann besitzt das Auftreten derselben in kernlosen Teilstücken keine weiteren Schwierigkeiten.

Zu dieser Auffassung war ich durch meine Versuche an Amoeba Proteus geführt worden, bevor mir noch die Arbeit BALBIANI's in ihrer neuerdings erfolgten teilweisen Publikation vorlag.

Amoeba Proteus besitzt nur eine kontraktile Vakuole, welche durch allmähliches Zusammenfließen von 3—4 kleinen Vakuolen nach jeder Pulsation an irgend einer Körperstelle von neuem entsteht. Der Rhythmus derselben dauert bei gewöhnlicher Temperatur durchschnittlich 6—7 Minuten. Wurden nun die Amöben so geteilt, daß die kontraktile Vakuole in die kernhaltigen Teilstücke kam, dann trat in den kernlosen nach einiger Zeit stets eine neue kontraktile Vakuole auf, welche in gleicher Weise entstand wie in einer ungeteilten Amöbe und bis zum Tode der kernlosen Teilstücke pulsierte. Nur der Rhythmus derselben erfuhr eine stetig sich steigernde Verlangsamung, so daß ich z. B. in einem Teilstück am vierten Tage innerhalb 4 Stunden nur 2 Kontraktionen beobachten konnte. Auch der spezielle Prozeß der Entleerung veränderte sich in der Art, daß die normaler Weise ruckartige Systole immer mehr erschlaffte, so daß es schließlich öfters nicht mehr zu einer totalen Entleerung der Vakuole kam.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß sowohl die Entstehung als auch die Pulsation der kontraktilen Vakuole bei Amoeba Proteus nicht in direkter Abhängigkeit vom Kern steht. Denn die allmähliche Abnahme in der Thätigkeit derselben kann nur auf das allerdings durch die Enukleation hervorgerufene, allgemein sich steigernde Sinken sämtlicher Lebensfunktionen des Protoplasmas zurückgeführt werden.

Auf den ersten Blick könnte es nun erscheinen, als ob diese Beobachtungen in direktem Widerspruch mit den Vorstellungen stünden, welche wir bisher aus den Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf die Regenerationsfähigkeit, die Bewegung, die Verdauung und die Sekretion des Protoplasmas erhalten haben. Haben wir aus denselben entnehmen können, daß durch die Enu-

kleation die wichtigsten Lebensfunktionen des Protoplasmas teils völlig aufgehoben, teils tief gestört sind; dann hätten wir von vornherein dasselbe wohl auch von den Funktionen der kontraktilen Vakuole erwarten müssen.

Allein bei genauerer Betrachtung werden wir zu der Ueberzeugung gelangen, daß die kontraktile Vakuole für das Leben der Zelle nur eine mehr untergeordnete Bedeutung besitzt.

Nach den bisherigen Untersuchungen kann es wohl als sicher gelten, daß dieselbe eine Hilfseinrichtung für die Exkretion verbrauchter Stoffe ist. Das durch die gesamte Oberfläche aufgenommene Sauerstoff enthaltende Atemwasser wird nach der Abgabe des Sauerstoffs an das Protoplasma, wahrscheinlich mit Kohlensäure beladen, durch die Pulsationen der Vakuole wieder entfernt werden. Diese Hilfseinrichtung ist aber keine für das Leben der Zelle absolut notwendige, da eine große Anzahl mariner Protozoen, so alle Radiolarien, viele Foraminiferen und Ciliaten, auch einzelne Süßwasserformen, z. B. Lieberkühnia, keine kontraktile Vakuole besitzen. Bei diesen Tieren vollzieht sich die Entfernung der für den Organismus überflüssigen Stoffe auf demselben Wege, wie die Aufnahme, mittelst Diffusion durch die gesamte Oberfläche.

Aus dieser beschränkten Verbreitung der kontraktilen Vacuole geht demnach hervor, daß dieselbe keine für die Existenzfähigkeit des Protoplasmas unentbehrliche Einrichtung ist und damit verliert die Thatsache ihr Befremdendes, daß der Kern auf die Thätigkeit derselben keinen direkten Einfluß ausübt.

Wenn aber die Funktion der kontraktilen Vakuole durch eine vorhergegangene Sauerstoffaufnahme von seiten des Protoplasmas bedingt erscheint, dann müssen wir von der Einflußlosigkeit des Kerns auf dieselbe gleichzeitig den Schluß ziehen, daß auch die Respiration der Zelle nicht unter der direkten Einwirkung des Kerns steht. Dies zeigt uns auch bereits die Thatsache, daß das Protoplasma ohne Kern sehr bedeutend längere Zeit überhaupt lebensfähig ist, als sonst eine Zelle ohne Sauerstoff zu existieren vermag. Über wenige Stunden ist es völlig unmöglich, das Leben einer Amoebe in einem sauerstofffreien Medium zu erhalten; die kernlosen Teilstücke von Amoeba Proteus lebten dagegen zuweilen über 14 Tage. Es müssen sich daher notwendigerweise Oxydationsprozesse in denselben abgespielt haben, für deren Zustandekommen der Kern demnach völlig entbehrlich ist.

Wenn ich nunmehr zum Schluß die Resultate meiner Untersuchung kurz zusammenfasse, so ergeben sich folgende Sätze:

1) Der Zellkern besitzt einen direkten Einfluß:

a) auf die Bewegung des Protoplasmas, welchem an sich zwar die Fähigkeit der Bewegung innewohnt, das aber erst durch seine Wechselbeziehungen zum Kern die Gesamtheit aller die normale Zelle charakterisierenden Formen der Bewegung zur Entfaltung bringen kann, da die Aufhebung des Kerneinflusses wahrscheinlich einen Verlust der Steuerung in der bewegenden Kraft zur Folge hat, der Kern — mit andern Worten — ein regulatorisches Centrum für die Bewegung darstellt.

b) auf die Verdauung, insofern, als nur durch das Zusammenwirken von Kern und Protoplasma eine Sekretion verdauender Säfte möglich ist.

2) Der Zellkern besitzt keinen direkten Einfluß:

a) auf die Respiration des Protoplasmas,

b) auf die Funktion der kontraktilen Vakuole.

Nachschrift.

Während des Drucks der vorliegenden Arbeit, welche bereits Ende Juni d. J. der Universität München als Habilitationsschrift eingereicht wurde, erhielt ich die Psycho-physiologischen Protistenstudien von Verworn [1]), eine an originellen Ideen und Beobachtungen reiche Untersuchung. Leider habe ich dieselbe, soweit deren Resultate sich mit den meinigen berühren, wegen der Kürze der Zeit keiner ausführlichen Besprechung im Text unterziehen können, sondern muß mich auf eine kurze Nachschrift beschränken.

Es handelt sich hierbei nur um den Einfluß des Kerns auf die Bewegung und Verdauung des Protoplasmas. Während Verworn mehr aus theoretischen Gesichtspunkten zu der Ansicht gelangt ist, daß der Zellkern bei der Verdauung beteiligt ist, hat er dagegen auf Grund sehr ausgedehnter Untersuchungen an Rhizopoden und Ciliaten die Behauptung aufgestellt, daß der Kern ohne Einfluß auf die Bewegung wäre. Die Berechtigung dazu ergaben die zahlreichen Beobachtungen, daß kernlose Teilstücke von Protozoen eine Zeitlang nach der Teilung normale Bewegungen zeig-

1) Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.

ten. Während nun VERWORN darüber keine Untersuchungen angestellt hat, wie lange die normale Bewegungsfähigkeit kernloser Teilstücke anhält, wie er selbst sagt [1]), haben meine Untersuchungen an Amoeba Proteus gerade gezeigt, daß es auf dieses Moment sehr viel ankommt. VERWORN rechnet bei der Deutung seiner Beobachtungen nicht mit dem einen wichtigen Faktor, den ich als die sog. Nachwirkung des Kerns definiert habe, und aus welcher sich, wie ich glaube, die relativ kurze Zeit nach der Teilung anhaltende normale Bewegungsfähigkeit kernloser Teilstücke sehr wohl erklären läßt.

Wenn ferner VERWORN z. B. bei Amoeba princeps das durch die Enucleation bedingte Sinken der Bewegung durch die Annahme zu erklären versucht, „daß nun allmählich der Tod eintritt, obgleich kaum weitere Veränderungen im Protoplasma zu bemerken sind" [2]), so erscheint diese Deutung angesichts der Thatsache, daß die Teilstücke noch 14 Tage darauf lebensfähig sind, wenig wahrscheinlich, um so weniger, als sich zu dieser Zeit und noch einige Tage später d. h. mit Beginn der Periode II, nachweislich Verdauungsprozesse in den kernlosen Teilstücken abspielen. Ich habe vielmehr gezeigt, daß die ersten Anzeichen beginnenden Zerfalls im Protoplasma erst viel später mit Eintritt der Periode IV zu erkennen sind. Dieselben Einwürfe, zu denen mich die direkte Beobachtung an Amoeba Proteus geführt hat, sind aber auch bei allen andern Versuchen VERWORN's an Rhizopoden stichhaltig. Es genügt eben nicht zum Studium des Kerneinflusses auf die Bewegung, wenn die letztere nur eine kurze Zeit nach der Teilung beobachtet wird, vielmehr sind hier genaue Protokolle und jedesmalige Vergleiche mit kernhaltigen Teilstücken notwendig.

Die Beobachtungen in vielkernigen Rhizopoden, wie Pelomyxa palustris und Actinosphaerium Eichhornii, bei welchen die künstliche Teilung nur sehr kleine kernlose Stücke ergiebt, besitzen deshalb auch nur sehr bedingten Wert, weil die Größe derartiger Stücke nach meinen Versuchen zweifellos von erheblichem Einfluß auf die Dauer des Lebens erscheint und eine längere Kultivierung derselben ausgeschlossen ist.

Darüber kann ja freilich kein Zweifel mehr obwalten — und hierin stimme ich mit VERWORN vollkommen überein —, daß dem

1) VERWORN, loc. cit. S. 164.
2) loc. cit. S. 161.

kernlosen Protoplasma die Fähigkeit der Bewegung als solcher innewohnt; daraus folgt aber noch durchaus nicht, daß der Kern auf die Art und Weise der Bewegung nicht von Einfluß sein könne; bei Amoeba Proteus und Aktinophrys sol habe ich ja bereits den direkten Nachweis desselben geliefert.

Daß das Protoplasma der hypothetischen Moneren einmal die Fähigkeit besessen hat, sich nach jeder Richtung hin selbständig zu bewegen, ist für unsere Folgerungen gleichfalls irrelevant, wenn es sich darum handelt, festzustellen, welche Rolle der Kern in der Zelle spielt. Denn ebenso gut wie das Monerenplasma sich bewegte, mußte es auch verdauen können; dennoch aber ist der Kern auf die Verdauung der Zelle von sehr großem Einfluß. Ich kann somit der Schlußfolgerung VERWORN's nicht beistimmen, daß die kernlosen Teilstücke der Rhizopoden „genau dieselben Bewegungen ausführen, die sie im Zusammenhang mit dem Körper ausführten“ [1]).

Inwieweit die entsprechenden Beobachtungen VERWORN's an Ciliaten berechtigt erscheinen, vermag ich aus eigenen Erfahrungen noch nicht sicher zu beurteilen.

---

1) loc. cit. S. 177.

Erklärung der Tafel IV und V.

Sämtliche Figuren sind als Projektionen auf eine Ebene ihren Umrissen nach mit dem Prisma gezeichnet worden; die feineren Strukturen des Protoplasmas und des Kerns sind als belanglos für unsern Zweck schematisch gehalten.

Fig. 1. Amoeba Proteus unmittelbar nach der Teilung.
Fig. 2. 5 Minuten nach der Teilung.
Fig. 3. 20 „ „ „ „.
Fig. 4. Am 2. Tage nach der Teilung.
Fig. 5. „ 3. „ „ „ „
Fig. 6. „ 4. „ „ „ „
Fig. 7. „ 5. „ „ „ „
Fig. 8. „ 6. „ „ „ „
Fig. 9. „ 7. „ „ „ „
Fig. 10. „ 8. „ „ „ „
Fig. 11. „ 9. „ „ „ „
Fig. 12. „ 10. „ „ „ „
Fig. 13. „ 11. „ „ „ „
Fig. 14. „ 12. „ „ „ „
Fig. 15. „ 13. „ „ „ „
Fig. 16. Amoeba Proteus mit sehr langen Pseudopodien.
Fig. 17. „ „ „ „ kurzen „

Zeichenerklärung, für sämtliche Figuren gültig.

a Das kernhaltige Teilstück.
b Das kernlose Teilstück.
v Kontraktile Vakuole.
n Kern.

Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut.

Von

Von Prof. **Kuhnt** in Jena.

Die Untersuchungen, über deren Ergebnisse ich kurz, sozusagen vorläufig, in Nachstehendem berichten möchte, hatten zweierlei Ziele: erstens, eine möglichst genaue Entscheidung darüber herbeizuführen, welche histologischen Bestandteile in der menschlichen Netzhaut den stütz- oder bindegewebigen Elementen, und welche den nervösen zuzuteilen seien; zweitens, den Zusammenhang der unzweifelhaft als nervös befundenen Elemente von der Nervenfaserschicht aus durch die einzelnen Netzhautschichten zu eruieren.

Für beide Ziele der Untersuchungen wurde es als unerläßliches Erfordernis angesehen, nur diejenigen Befunde als wissenschaftliche Resultate anzuerkennen, die nach verschiedenen Methoden in gleicher Weise hervortraten. In erster Linie bemühte ich mich, jene Unterscheidungen durch Isolierung der Gewebsteile zu erreichen; das weitere Bestreben war es dann, das durch Isolierung Gewonnene noch im Schnittpräparate durch Färbung mit, wenn möglich, verschiedenen Farbstoffen festzustellen.

Seit Max Schultze's so anerkannten Untersuchungen hat man die Behandlung der ganz frischen Netzhaut mit Lösungen von Überosmiumsäure als vorzügliches Mittel kennen gelernt, eine schnelle Erhärtung herbeizuführen, welche zudem eine Isolierung der Elemente bis zu einem gewissen Grade gestattet. Ich bediente mich gleichfalls dieses Mittels und fand als besten Modus der Anwendung desselben folgendes Verfahren: Das ganz frische Präparat verbleibt 20 bis 28 Stunden in einer $^3/_4$ $^0/_0$ Überosmiumsäurelösung, wird hierauf in ein gut verschlossenes Gefäß mit Wasser gebracht und in diesem etwa acht Tage belassen; danach Erneuerung des Wassers und nach weiteren acht Tagen Übertragung in ein Gemisch

von 80 Teilen Wasser, 12 T. Alkohol und 8 T. Glycerin. In verschieden langer Zeit, meist nach 3 bis 4 Wochen, ist gewöhnlich eine derartige Löslichkeit der einzelnen Elemente eingetreten, daß man die verschiedenartigsten Isolierungen vornehmen kann.

Bezüglich des Stützgewebes hat dieses Verfahren ergeben: Die Radialfasern lassen sich von dem Margo limitans bis zur Limitans externa bez. bis zu den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen ohne Schwierigkeiten gesondert darstellen. Sie sind ein einzelliges, nicht, wie Borysiekiewicz jüngst behauptete, ein mit mehreren Kernen versehenes Gebilde.

Die Limitans interna gehört der Netzhaut nicht an, sondern dem Glaskörper, und entwickelt sich in der physiologischen Sehnervenexcavation direkt aus den Fasern des von mir daselbst beschriebenen Bindegewebslagers (centraler Bindegewebsmeniscus), wodurch der bindegewebige Charakter derselben unzweifelhaft dargethan sein dürfte. Die Enden oder Füße der Radialfasern am Margo limitans zeigen außerordentlich verschiedene Größenverhältnisse sowie ferner häufig ein Zerfallen in mehrere Teile, welche sich mit denen der benachbarten durchflechten. Nie findet sich in den Basalkegeln ein Kern. Noch ehe die Radialfasern die von dem Margo limitans immer durch einen mehr weniger großen Lymphraum — Henle und Merkel — getrennte Nervenfaserlage erreichen, treten einzelne Zweige, manchmal membranähnlich, vom Stamme derselben ab. In der Nervenfaserlage selbst findet keine Abgabe von Zweigen statt, wohl aber zwischen den großen Zellkörpern des Ganglion nervi optici und in noch höherem Grade, nachdem auch die innere reticuläre Schicht glatt durchsetzt worden, in der Schicht des Ganglion retinae. In dieser letzteren baut sich so unter Hinzutritt von noch weiter unten zu erwähnenden gliösen Elementen eine förmliche Umscheidung der nervösen Bestandteile, und zwar sowohl der Zellen selbst wie ihrer Fortsätze, auf. Hierselbst besitzt jede Radialfaser einen großen ovalen Kern mit deutlichem Kernkörperchen, welcher in sehr verschiedener Weise dem Faserstamme anhaftet. Am äußeren Rande der Schicht des Ganglion retinae sowie im Bereiche der äußeren reticulären beginnt die Auflösung des Stammes der Radialfasern in mehrere teils schwächere, teils stärkere Aeste, welche durch immer weitere Teilung und durch die Abgabe von membranösen Gebilden eine Umscheidung sämtlicher zelligen und faserigen Gebilde nervösen Charakters herbeiführen. Die sogenannte Limitans externa geht durch Zusammenfließen der Endäste hervor. Nach außen von ihr finden

sich von bindegewebigen Elementen nur noch äußerst zarte Membranen, welche die Innenglieder der Zapfen und Stäbchen eng umschließen, sowie etwa ebenso weit reichende feinste Fasern. An einzelnen Radialfasern kann man wohl auch bemerken, daß kein eigentlicher Zerfall in mehrere annähernd gleich starke Fasern in der äußeren reticulären Schicht oder am äußeren Rande derselben erfolgt, sondern daß sie sich in annähernd gleicher Breite fast bis zur Limitans externa fortsetzen, nur nach allen Seiten zarte Sprossen für die Umscheidung der umliegenden Stäbchen- bez. Zapfenfasern und -körner aussendend.

Es möge hierbei bemerkt werden, dass für die vorstehende Beschreibung des Radialfasersystems nur solche Isolierungen beberücksichtigt wurden, die ganze Fasern vom Margo limitans bis zu den Außengliedern der Sehepithelien darstellten.

Für die Untersuchung des Radialfasersystems mittelst Schnittserien erwies sich als bei weitem beste Methode die Erhärtung ganz frischer Netzhautteile in FLEMMING'scher Lösung und hierauf eine Kombination der von FRIEDMANN, PAL und WEIGERT angegebenen Verfahren, welche von Dr. SCHMIDT ausgeprüft wurde. Des genaueren stellt sich dieselbe so, daß das Präparat, nachdem es etwa zwei Tage in obiger Lösung gelegen, kurz in Wasser abgespült, etwa drei Tage in Alkohol nachgehärtet und in Celloidin eingebettet wird; die möglichst feinen Schnitte werden in WEIGERT'sches Hämatoxylin übertragen (1—2 Tage im Brütofen bei 30—40° C), hierauf in Wasser (dem eventuell einige Tropfen einer kalt gesättigten Lösung von Lithion carbonicum zuzusetzen sind) abgespült und nach PAL entfärbt. Die so gewonnenen Präparate zeigen das Radialfasersystem, welches, wie bekannt, nach anderen Härtungen (Alkohol, Chromsäure, MÜLLER'sche Lösung etc.) und den gewöhnlichen Färbungen zumeist nur undeutlich hervortritt, tief blauschwarz gefärbt und ziemlich verdickt in überraschender Deutlichkeit und Klarheit. Bezüglich der Anordnung erkennt man, daß die Radialfasern zwischen Margo limitans und Ganglion nervi optici immer nur in den Spalten zwischen den Nervenfaserbündeln verlaufen, diese unter Umständen halbkreisförmig am Rande umgreifend, und dann erst in annähernd gleichen Abständen sich verteilen. Auch das bereits erwähnte Ineinandergreifen der unmittelbar am Margo limitans häufig zerfallenden Basalenden wird ungemein deutlich. Nach eben dieser Methode läßt sich fernerhin mit größter Sicherheit die bereits erwähnte Umscheidung der Stäbchen- und Zapfenfasern und -körner be-

stätigen; dieselben beginnen, wie hier des genaueren sichtbar wird, an dem kolbigen Ende der Fasern, Fußkegel, diesem nur lose anliegend, und zeigen außerdem eine leichte Längsstreifung, die aber wohl nur auf Fältelung der Membran zurückzuführen ist.

Als Besonderheit für die Gegend der Macula lutea sei erwähnt, dass in derselben die Radialfasern proportional der Annäherung an die Fovea immer dichter, aber zugleich auch dünner und schräger gestellt erscheinen.

Ein zweites Gewebselement, welches bis zu einem gewissen Grade der Stützsubstanz zugezählt werden muß, umfaßt die die Nervenfasern umgebende Glia innerhalb der Nervenfaserlage sowie die innere und die äußere reticuläre Schicht. Bezüglich des chemischen Verhaltens derselben habe ich schon im Jahre 1877 auf Grund von Trypsinverdauung eingehende Mitteilungen gemacht und insbesondere nachgewiesen, daß es dem Neurokeratin Kühne's zuzuzählen sei. Zu diesem Gewebe stehen nun vermöge ihrer Lagerung bestimmte zellige Elemente in Beziehung, die einer Besprechung bedürfen.

Zunächst trifft man in der Nervenfaserlage und zwar besonders am Rande der Bündel sowie in den Spalträumen derselben große, meist platte zellige Gebilde, gewöhnlich der Längsrichtung der Bündel in ihrer Lagerung folgend. Dieselben sehen im Profil endothelialen Platten nicht unähnlich; von der Fläche betrachtet erkennt man einen großen Kern mit meist umfangreichem, granuliertem Zellleibe, der in verschieden zahlreiche Fortsätze ausstrahlt. In Schnittpräparaten heben sie sich häufig von der Oberfläche des Nervenbündels ab und ragen dann mehr oder weniger frei in den submarginalen Lymphraum hinein.

Ferner finden wir hierher gehörende Zellkörper spärlich in der Schicht des Ganglion nervi optici, am inneren Rande und in der Substanz, dagegen zahlreich am äußeren Rande der inneren reticulären Lage, zerstreut hie und da zwischen den Elementen des Ganglion retinae und wiederum zahlreich am inneren Rande, seltener innerhalb oder am äußeren Rande der äußeren Reticularis.

Die am äußeren Rande der inneren reticulären Schicht vorkommenden Zellen, welche von Wilhelm Müller als eine besondere Schicht, die der Spongioblasten aufgefasst worden sind, zeichnen sich durch ihre Größe aus. Eine besondere Form waltet unter ihnen nicht vor; bald stellen sie plattenartige Gebilde, bald viereckige bez. unregelmäßig gestaltete Zellkörper dar, welche in eine größere Anzahl von Fortsätzen ausstrahlen. Mindestens einer von

diesen tritt immer nach außen, gewöhnlich auch nach innen, während die Mehrzahl einen horizontalen oder doch annähernd horizontalen Verlauf einschlägt. Ihr Aussehen ist ein homogenes; im gehärteten Präparate fällt die lebhafte Imbibitionsfähigkeit für eine Reihe von Farbstoffen auf. Eine kontinuierliche auch nur einzellige Lage resp. Schicht bilden an feinsten Schnitten diese Zellen nicht, vielmehr finden sich zwischen denselben Unterbrechungen, deren Grösse je nach der Entfernung vom hinteren Pole schwankt. Die horizontal verlaufenden Fortsätze benachbarter Zellen vereinigen sich miteinander und stellen auf solche Weise am äußeren Rande der inneren reticulären Substanz ein von vielen großen und kleinen Löchern durchsetztes Maschenwerk dar.

Am äußeren Rande der Schicht des Ganglion retinae oder der inneren Körner sind in ähnlicher Weise analoge, nur im allgemeinen etwas kleinere Zellen in gewissen Abständen gelagert, von Wilhelm Müller „tangentiale Fulcrumzellen", von Schiefferdecker „konzentrische Stützzellen" genannt. Die Formverschiedenheit dieser Zellen ist die nämliche wie bei den eben genannten; es wird von ihnen ein zweites siebartiges, konzentrisches Maschenwerk aufgebaut, zweifellos dazu bestimmt, gleich dem gegenüberliegenden den zarten, durchtretenden, nervösen Fasern Schutz zu gewähren nnd die Radialfasern in ihren Abständen zu fixieren.

Zwischen den beiden eben beschriebenen Zellnetzen werden durch radial abtretende Fortsätze und eine Zahl weiterer Zellen derselben Art vielfache Verbindungen gegeben.

Besonders in neuerer Zeit sind verschiedene Gruppen dieser Zellenspecies von einzelnen Autoren als nervöse angesprochen worden; am weitesten geht hierin Dogiel. Daß solches mit Unrecht geschehen, dürfte zweifellos daraus hervorgehen, daß in Rede stehende Zellen auch in Netzhäuten längst erblindeter Augen, bei denen alle sicher nervösen Elemente vollständig geschwunden waren, in charakteristischer Form und unverminderter Zahl vorhanden sind.

Die von dieser Zellenart sich entwickelnden Geschwülste werden unter dem Kollektivnamen „Gliome" zusammengefaßt. Die Möglichkeit ihres Ausganges von jeder einzelnen Netzhautschicht (Pinto) dürfte nach dem Gesagten nichts Befremdendes mehr in sich schließen.

Die Beziehungen, welche zwischen den beschriebenen Zellen und den reticulären Substanzen bestehen, sind zur Zeit noch nicht völlig festgestellt. Nach meinen an einer größeren Reihe von Embryonen unternommenen Untersuchungen möchte ich annehmen,

daß es sich nicht um eine Ausscheidung von seiten jener Zellen handelt, sondern daß sowohl die innere wie die äußere reticuläre Substanz dadurch entstehen, daß eine gewisse Zellenart in einem gewissen Entwickelungsstadium sich in dieselben umwandelt. Diese schwindenden Zellen besitzen einen großen hellen Kern und einen nur sehr wenig oder gar nicht gekörnten blassen Zellleib. Ferner sind sie, abgesehen von ihrer Form, dadurch ausgezeichnet, daß sie nur sehr wenige Farbstoffe und auch diese immer nur schwach aufnehmen. Einzelne Vertreter findet man gelegentlich auch noch beim Erwachsenen mitten in der Substanz oder an den Rändern der reticulären Schichten. Zweifellos sind dieselben wiederholt gesehen, aber immer für nervöse Elemente gehalten worden.

Sehr schwer ist es, sich über die Bedeutung der reticulären Schichten ein Urteil zu bilden. Daß dieselben nicht, wie angenommen worden, die Rolle eines Isolators spielen können, geht meines Erachtens daraus hervor, daß ihre Mächtigkeit um die Fovea herum, wo die isolatorische Wirkung doch am meisten in Frage käme, nicht zu-, sondern eher abnimmt.

Um die Ausstrahlung bez. den Zusammenhang der unzweifelhaft nervösen Elemente festzustellen, wurde, soweit die Isolierungsversuche in Betracht kamen, nur Material verwandt, welches nach der oben angegebenen Methode mit Osmiumsäure behandelt worden war.

Zunächst ließ sich erkennen, daß bei einzelnen Fasern in der Nervenfaserschicht sicher dichotomische Theilungen vorkommen. Bezüglich der histologischen Eigenschaften der Ganglienzellen im Ganglion nervi optici konnte ich den erschöpfenden Angaben Max Schultze's nichts hinzufügen.

Meine Bemühungen, die Ausstrahlung der Nervenfasern jenseits der Ganglien des Ganglion nervi optici zu eruieren, hieß auf die noch völlig offene Frage eingehen, ob die Ganglienzellen des Ganglion nervi optici und retinae in direktem Zusammenhange stehen, resp. in welcher Weise? Nach vielen fruchtlosen Versuchen kam ich schließlich zu positiven Resultaten. Es gelang dreimal, sichere derartige Isolationen zu erhalten. Schon bei diesen Präparaten fiel es mir auf, daß die beide Ganglienzellenarten verbindende Faser außerordentlich fein, gleichmäßig dick und nur mit unbedeutenden Varikositäten versehen war; sie entsprang vom eigentlichen Zell-

körper, nicht von den großen Fortsätzen desselben, und zeigte in einiger Nähe von dem großen Zellkörper unter leichter Verdickung in dem einen Falle zwei, in den zwei anderen ein dünnes, nach innen abtretendes Fäserchen. Niemals gelang es, eine Zelle zu isolieren, welche die großen, sich vielfach verästelnden Fortsätze und jenen zu einem Element des Ganglion retinae ziehenden feinen, hyalinen und nur an den varikösen Stellen bei stärkster Vergrößerung eine Andeutung von Körnelung zeigenden Fortsatz zugleich erkennen ließ, sondern es war entweder der letztere abgebrochen oder die ersteren waren wesentlich verstümmelt.

Nach Lösung dieser kardinalen Frage wandte ich mich der Erforschung des Zusammenhanges der Ganglien des Ganglion retinae und der Sehepithelien zu. Die nervösen inneren Körner verhalten sich hinsichtlich der peripheren Fortsätze ziemlich verschieden. Es können gleich aus dem kleinen Zellleibe mehrere Fortsätze entspringen und gesondert zur äußeren reticulären Schichte streben, oder es verlängert sich der Zellleib zu einem großen gemeinsamen Fortsatze, der sich sehr bald bez. nahe der äußeren reticulierten Schichte bez. in dieser selbst erst in eine Reihe von wiederum schnell sich theilenden Asten auflöst. Entwickeln sich nicht gleich aus dem Zellleibe mehrere Fortsätze, was das gewöhnliche ist — sondern tritt eine Auffaserung erst an resp. in der reticulären Substanz ein, so pflegt die Auffaserung gewöhnlich unter einer mehr weniger großen doldenartigen Anschwellung zu erfolgen. Die Fortsätze breiten sich flächenhaft aus, am Rande der Dolde entspringend und immer weiter sich teilend, mit Ausnahme eines, der in der Mitte der Dolde unten hervorsprießt und zumeist gerade nach außen bez. unten zieht. Dieser letztere vermittelt den Zusammenhang mit dem Fußkegel der Zapfenfaser. Wie sich des genaueren der Übergang beider vollzieht, war nicht immer mit Bestimmtheit zu eruieren, da nach Osmiumsäurebehandlung stets etwas von der reticulären Substanz der Zapfenfaserbasis anklebt.

Zweifellos erscheint, daß die Zapfenfaserbasis, welche immer mehr weniger ausgehöhlt ist, von einer ihr Niveau leicht überragenden, im Profil gesehen flach ovalen, von der Fläche betrachtet gewöhnlich fünf- oder sechseckigen, stark protoplasmatischen, dem Zapfenellipsoid ähnlichen Masse — von Dogiel granuliertes Klümpchen genannt — erfüllt wird, die bei Osmiumsäureeinwirkung quillt und deshalb mit der umgebenden reticulären Substanz in innigeren Kontakt gerät. Aus demselben Grunde sieht man manchmal auch eine vakuolenähnliche Bildung in der Zapfenfaserbasis oder es entsteht der Eindruck, als decke

jene Masse, welche übrigens von der Zapfenfaserscheide mit umfaßt wird, die Zapfenfaserbasis zu, werde aber von dem Ende der Zapfenfaser selbst durch einen hellen Streifen getrennt. In diese Substanz senkt sich der von einem Element des Ganglion retinae kommende Fortsatz hinein; gleichzeitig bemerkt man bei solchen Isolationen, daß um jeden Zapfen herum eine ganze Anzahl von kugelförmigen Endanschwellungen der Stäbchenfasern gelegen sind, in welche gleichfalls zarte Endfasern des inneren Kernes münden.

Aus einer großen Reihe von Beobachtungen möchte ich den Satz folgern, daß jedes innere nervöse Korn nur mit einem Zapfen und je nach der mehr peripheren oder zentralen Lage mit einer größeren oder kleineren Anzahl von Stäbchenfasern in Verbindung tritt. Mehr zufällig hat sich weiterhin die interessante Thatsache erhärten lassen, daß wiederum eine Pigmentzelle die in direkter Beziehung zu einem inneren Korn stehenden Sehepithelien umfaßt.

Zur Konstatierung des soeben auf Grund von Isolationsversuchen beschriebenen Zusammenhanges der Nervenfasern mit dem Sehepithelium auch im Schnittpräparate, wo jede zufällige Aneinanderlagerung von Teilen unter allen Umständen ausgeschlossen werden kann, bediente ich mich fast aller in neuerer Zeit empfohlenen Färbemethoden, kam indessen eigentlich nur durch kleine Modifizierung der von Weigert angegebenen Kupfer-Hämatoxylinmethode zu fördernden Ergebnissen. Unsere kleinen Abänderungen des bekannten Weigert'schen Verfahrens waren die, daß wir nicht ein größeres Gewebsstück, sondern die feinsten Retinaschnitte in Kupfersulfat brachten und etwa einen Tag bei einer Temperatur von etwa 40° C beließen, ferner darin, daß wir die Schnitte mindestens 1—2 Tage der Einwirkung der Hämatoxylinlösung wiederum im Wärmekasten aussetzten und nun entweder gar nicht oder nur in ganz geringem Grade die Differenzierung mittelst roten Blutlaugensalzes vornahmen. Wir sahen sehr bald, daß die von Lennox gegebene Beschreibung der Retinafärbung nach Weigert's Verfahren auch nicht entfernt die Leistungsfähigkeit desselben würdigte.

Die Ganglienzellen nehmen eine sehr verschiedene Färbung an, indem entweder der ganze Zellleib, oder nur die um den Kern gelagerte gekörnte Zellsubstanz, oder allein der Kern sich schwarz tingierten, oder außer den Kernkörperchen überhaupt nichts. Worauf diese verschiedene Empfänglichkeit, die in jedem gelungenen Präparate bunt durcheinander Repräsentanten aller Typen liefert, beruhen mag, ob etwa auf einem besonderen Erregungs-

zustand im Moment des Absterbens des Ganglienkörpers, oder in wirklichen chemischen Verschiedenheiten des Protoplasmas, lässt sich natürlich nicht sagen.

Von ganz besonderem Interesse waren die Feststellungen, die sich an den Fortsätzen der Ganglienzellen machen ließen. Zunächst muß hervorgehoben werden, daß die Färbefähigkeit der Fortsätze nicht nur je nach ihrer Entfernung vom Zellkörper wechselt, sondern auch hinsichtlich ihrer verschiedenen Stärke, so daß es also niemals möglich war, alle Fortsätze in ganzer Ausdehnung an einem Präparate gleichmäßig tingiert zu erhalten.

Mit ganz besonderer Klarheit treten die die Ganglienzellen des Ganglion nervi optici und retinae verbindenden Fortsätze — wir wollen dieselben wegen ihrer charakteristischen Form und Verlaufsart mit dem eigenen Namen „Zwischenganglienfasern" belegen — hervor. Es zeigen sich an der Peripherie oder an dem zu einem großen Fortsatze sich verlängernden Leibe der Zellen des Ganglion nervi optici eine grössere Anzahl tief blauschwarz gefärbter Stellen, die in vielen Fällen einen faserartigen Zusammenhang mit der den Kern unmittelbar umgebenden, gewöhnlich stark granulierten Substanz außerordentlich deutlich erkennen lassen. Die Form dieser Stellen ist entweder eine punktförmige, oder eine dreieckige mit verschieden steiler Spitze, oder eine flach tellerförmige, oder eine siegelring- oder steigbügelähnliche, indem man in ihrer Mitte einen ungefärbten Punkt wahrnimmt. Diese intensiv gefärbten Stellen, manchmal zudem mit einer Art Granulierung versehen, bilden die Ursprünge feiner Fäserchen. Von mehreren benachbarten Ganglienzellen convergiert je ein solches Fäserchen, um in ganz kurzem Abstande von den Zellen unter dreieckiger Anschwellung eine etwas stärkere Faser aufzubauen, welche nunmehr gewöhnlich radial, ganz direkt durch die innere reticuläre Substanz in die Schicht des Ganglion retinae zu einem nervösen Element zieht. Die Zwischenganglienfaser zeigt von ihrem Ursprunge bis zu ihrer Endigung dieselbe Dicke und dieselbe intensiv schwarze Färbung, ist sehr scharf contouriert und nur mit Andeutungen von Varikositäten versehen. Niemals wurde eine peripherwärts erfolgende Teilung einer Zwischenganglienfaser beobachtet.

In unmittelbarer Nähe des Clivus foveae imponieren zwischen innerer Reticularis und Ganglion retinae die hier sehr schräg ziehenden Zwischenganglienfasern stellenweis als wirkliche Faserbündel.

Aus den mit Sicherheit gewonnenen anatomischen Befunden

eines derartigen typischen Zusammenhanges der Zellen des Ganglion nervi optici und retinae lassen sich ohne weiteres eine Reihe physiologischer Folgerungen ziehen. Keine Erregung, möge sie auch nur von einem einzigen Zapfen ausgehen, wird ausschließlich in einer Nervenfaser, sondern immer in einer Anzahl von solchen fortgeleitet werden müssen. Die Annahme von spezifischen Fasern im Sehnerven, wie solche zur Erklärung des Farbensehens bekanntlich angenommen worden, wird hierdurch meines Erachtens im innersten erschüttert. Dagegen wird man für das Farbensehen vielleicht folgende Hypothese mit einiger Wahrscheinlichkeit aufstellen dürfen, nämlich die, daß, um beispielsweise Rot und Grün zu empfinden, die Erregung einer größeren Anzahl von Ganglienzellen, also auch die Beteiligung von mehreren benachbarten Ganglienzellen zum Aufbau einer Zwischenganglienfaser nötig ist, als zur Empfindung von Blau oder Gelb. Als anatomisch begründete Unterlage für diese Hypothese darf angeführt werden, daß ich thatsächlich in den zentralen Teilen der Netzhaut von einer größeren Zahl benachbarter Ganglienzellen Fäserchen zu einer Zwischenganglienfaser konfluieren sah als in den peripheren, ohne indessen bestimmte numerische Angaben für die dem Gesichtsfeld von Grün-Roth etc. entsprechenden Netzhautpartien liefern zu können.

Die Zwischenganglienfasern stellen aber nur einen sehr unbedeutenden Teil der aus den Ganglienkörpern sich entwickelnden Fortsätze dar. Gemeinhin verlängert sich der Zellleib in einen, zwei oder mehrere außerordentlich mächtige Fortsätze, die unter di- oder trichotomischer Teilung sich schließlich in der reticulären Substanz verlieren; ob dieselben Anastomosen untereinander eingehen, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden; auch bin ich mir über ihre Funktion nicht ganz klar geworden; wahrscheinlich dienen sie nutritiven Zwecken.

An wohlgelungenen Präparaten sieht man außer dem eben mitgeteilten Verhalten der Ganglienfortsätze aber noch weiterhin, daß in seltenen Fällen einzelne Nervenfasern aus der Nervenfaserlage durch die Schicht des Ganglion nervi optici und im Bogen durch die innere reticuläre Substanz, das Ganglion retinae und die äußere reticuläre Substanz bis in die Schicht der Sehepithelien treten, ohne mit irgend einem zelligen Elemente sich verbunden zu haben. Welchem Zwecke diese Fasern dienen, konnte ich nicht eruieren. Desgleichen erkennt man fast an jedem gutgefärbten wirklich feinen Schnitte, daß in der inneren reticulären Schichte

auch horizontal verlaufende Fasern genau von dem Charakter der Zwischenganglienfasern vorkommen.

Die schon früher von mir gemachte Beobachtung, daß veritable Ganglienkörper genau von der Größe und dem Aussehen derjenigen des Ganglion nervi optici auch innerhalb der reticulären Substanz, des Ganglion retinae, ja sogar am Rande des äußeren Reticulums anzutreffen sind, habe ich vielfach bestätigt gefunden.

Die nervösen Körner der sogenannten inneren Körnerlage, des Ganglion retinae WILHELM MÜLLER's, ließen sich mit der angegebenen Tinktionsmethode samt ihren Fortsätzen gleichfalls außerordentlich prägnant hervorheben. Zwar muß ich von vornherein bemerken, daß nicht alle inneren nervösen Körner in gleicher Weise die Färbung aufnehmen, sondern daß, während der eine, allerdings bei weitem grössere Teil mit allen Fortsätzen sich intensiv schwarz färbt, der andere im Kern und im eigentlichen Zellleibe keine Farbe annimmt, grob granuliert erscheint und nur die Forsätze schwarz und scharf hervortreten läßt. Die Menge der von jedem nervösen Elemente des Ganglion retinae in der äußeren reticulären Schicht ausgehenden, schließlich feinsten Fäserchen ist eine geradezu überraschende. Die Ausbreitung geschieht in vorwiegend tangentialer Richtung und führt eine geradezu unentwirrbare Verflechtung zwischen den Fasern benachbarter Zellen herbei. Nur derjenige Fortsatz, welcher die Verbindung des nervösen inneren Korns mit dem Zapfen herstellt, pflegt, ohne sich zu teilen, charakteristisch von der Auflösungsstelle radial nach außen zu treten. Diejenigen Fäserchen, welche mit der kleinen runden oder leicht ovalen Anschwellung, dem Endknöpfchen der Stäbchenfasern sich verbinden, scheinen, soweit ich mir ein Urteil bilden konnte, nicht von typischen Fortsätzen zu entspringen.

Bezüglich der Schichte der Sehepithelien ist hier zu erwähnen, daß von den Körnern der Stäbchen nur etwa die Hälfte unter Einwirkung der WEIGERT'schen Methode Farbe annimmt, die andere aber völlig farblos bleibt, des weiteren, daß in derselben, regellos eingestreut, auch Kerne vorkommen, die sicher nicht zu Sehepithelien gehören, vielmehr nach Tinktion wie Aussehen ihre Zugehörigkeit zu den Bindegewebselementen bekunden.

Zum Schlusse meiner Mitteilung möchte ich noch auf eigentümliche Ganglienzellen hinweisen, welche sich sowohl in der Schicht des Ganglion nervi optici, unter Umständen weit in die

Nervenfaserlage hineinragend, in der inneren reticulären, in der des Ganglion retinae, sowie in der äusseren reticulären Schicht sporadisch vorfinden und dadurch auffallen, dass ihre wohlausgebildeten Fortsätze umgekehrt, also glaskörperwärts, sich erstrecken, ihr charakteristischer Kern stäbchenwärts gelegen ist. Dieselben sind von der Größe der Ganglienzellen des Ganglion nervi optici und haben fast ausnahmslos eine birnförmige Gestalt. Länger (ich habe diese Zellen schon vor zehn Jahren gesehen und gezeichnet) glaubte ich dieselben nur für pervers gelagerte Elemente ohne Besonderheiten halten zu sollen. Seitdem ich indessen gefunden habe, daß von denselben auch Fasern abgehen, welche den beschriebenen Zwischenganglienfasern in Aussehen und Tinktionsfähigkeit ähneln (indessen mit der Einschränkung, daß sie im allgemeinen aus einer Faser nur einer Zelle, nicht durch Conflux von mehreren entstehen); seitdem ich ferner gesehen habe, daß diese Fasern nicht direkt nach aussen oder nach innen, sondern vorwiegend in der Fläche, concentrisch, verlaufen, und besonders nachdem ich drittens feststellen konnte, daß, je näher man der Fovea centralis kommt, um so mehr derartige Zellen — in der Nähe der Fovea unter Umständen eine neben der andern — zumal am äusseren Rande der inneren reticulären Schicht vorkommen, bin ich der Überzeugung, dass diese Zellen nicht zufällig pervers gelagert sind, sondern daß sie einen physiologischen Bestandteil der normalen Netzhaut von zur Zeit noch unbekannter Funktion darstellen.

Jena, im August 1889.

Tektonische Studien an Hydroidpolypen.

Von

Dr. Hans Driesch.

Mit 12 Abbildungen.

Einleitung.

Pflanzentiere — Zoophyten — haben ältere Forscher den Stamm der Cölenteraten benannt. Gründete sich diese Namengebung auch wohl wesentlich auf die äußere Ähnlichkeit vieler dieser Tiere mit Blumen, so ist doch nicht zu leugnen, daß ihr noch heute ein gewisses Recht innewohnt. Ein großer Teil der Cölenteratenspecies ist im höchstentwickelten Stadium aus Einheiten, die selbst keine Zellen, sondern aus solchen aufgebaut sind, zusammengesetzt. Ich rede hier von den bekannten HAECKEL'schen Individualitätsstufen, Zelle, Person, Stock, wenn wir vom Organ als einem nicht selbständig als höchstes Entwicklungsstadium existierenden Gebilde absehen wollen (1878).

Es tritt unter den echten Cölenteraten — Cnidariern — Stockbildung auf bei Siphonophoren und einigen Medusen, bei Korallen und Hydroidpolypen.

Mich jetzt in meinen Erörterungen auf letztere beschränkend, behaupte ich die Gültigkeit der Proportion: Zelle : Hydranth = Hydranth : Stock (= Sproß : Cormophyt), eine eingehende Begründung derselben für überflüssig erachtend. Nach HAECKEL soll alles einer Gastrula Äquivalente Person genannt werden, es gilt ferner nach ihm das Verhältnis Zelle : Person = Person : Stock. — Ich verkenne nicht, daß man mit strikter Anwendung dieser Definition in Schwierigkeiten verwickelt werden kann (vgl. HAACKE's „Blastologie der Gattung Hydra"), denke aber doch ohne großen Fehler hier den einzelnen Polypen (Hydrocaulus + Hydranth ALL-

MAN[1]) = Person setzen zu können. Eine Schwierigkeit würden für uns in diesem Falle, wenn ich mich auf Campanulariden und Sertulariden beschränke, die Stolonen sein, über die wir übrigens im folgenden nicht handeln werden. Schwierigkeiten aller Art können ja bei keiner Schematisierung der Natur ausbleiben, ohne deren Wert darum zu verringern.

Es sind also die Hydroidpolypenstöcke aus niederen Einheiten, den Hydranthen, zusammengesetzt und es soll unsre Aufgabe sein, zu untersuchen, wie dieselben bei den dendritischen Campanulariden und Sertulariden (also abgesehen von Stolonenbildung) die höhere Einheit zusammensetzen. Ich habe die Behauptung schon vorweggenommen, daß Knospung, vegetative Vermehrung, durch Stolonen und ohne solche zustande kommt. Ohne näher auf Definitionen einzugehen, können wir wohl sagen, daß der Stolo stets charakteristischerweise an der Basis der Person entspringt und nicht selbst zu einer der erzeugenden gleichgestalteten Person wird, sondern selbst erst eine solche erzeugt, während wir als „laterale Knospung" den Vorgang des Hervorsprossens einer Person aus einer ihr gleichwertigen (nicht gleichgestalteten: Polyp und Meduse!) anderen, im Verlaufe derselben, nicht basal verstehen wollen. Diese Unterscheidung hat ihre Mängel wegen der fraglichen Personennatur des Stolo, dort kommt es mir vorwiegend darauf an, zu betonen, daß hier ein Unterschied vorliegt.

Uns interessiert nur die „laterale Knospung".

Es handelt sich für uns darum, festzustellen, ob sich an dem durch laterale Knospung entstandenen Teil der Stöcke der in Frage kommenden Tiere ein geometrisch fixiertes Stellungsverhältnis der Personen nachweisen läßt, das allein den gesamten morphologischen Charakter der ausgebildeten Species bedingt — das wird jedem, der einmal Hydroiden gesehen hat, namentlich soweit Zahlen in Frage kommen, a priori unwahrscheinlich vorkommen — oder ob eine solche inhärente Ursache und äußere Einflüsse die Species gestalten, oder ob etwa nur letzteres der Fall ist.

Ich komme noch einmal auf unsere Proportion zurück: wenn die Person sich zum Stocke verhält, wie die Zelle zur Person,

---

1) Ich werde im folgenden der Abwechslung des Ausdrucks halber oft „Hydranth" für Person oder Polyp setzen; ich befürchte nicht, dadurch Unklarheit hervorzurufen.

dann müssen uns bei unserer Untersuchung der „Stockontogenie", welche mit Personen als Einheiten rechnet, analoge Vorgänge erscheinen, wie sie auftreten bei der Ontogenie der Person. Das ist deshalb interessant, weil hier die Dinge relativ so einfach liegen (d. h. die geometrischen Beziehungen der Personen zu einander), daß wir in der Lage sein werden, „Wachstumsgesetz", wenn ich mich einmal so ausdrücken soll, und Wirkung von außen zu erkennen und zu sondern, was wegen der großen Untersuchungsschwierigkeit beim Studium des Personenaufbaues selten der Fall sein kann.

Ehe ich mich zu anderem wende, weise ich noch darauf hin, daß wegen des Hervorgehens der Hydroidpersonen durch Knospung auseinander geometrische Anordnung derselben so viel bedeutet, wie Lage der Prolificationsorte an der Person oder einem Cyclus succedaner Personen. Letztere bedingt erstere.

Es wird von Vorteil sein, für die Klarheit der Darstellung einige häufig auftretende morphologische Gebilde begrifflich scharf abzugrenzen und Namen für sie einzuführen.. Die Botaniker haben bekanntlich dem Verzweigungsmodus der Pflanzen von jeher große Aufmerksamkeit zugewandt: ich entlehne daher eine größere Anzahl von Ausdrücken der botanischen Terminologie, wobei ich, wie oben erwähnt, Hydrocaulus + Hydranth = Sproß (etwa = Stamm + terminaler Blüte) setze.

Racemös ist ein monopodiales Verzweigungssystem (im Gegensatz zum uns nicht interessierenden dichotomischen), sobald die primäre Achse (d. h. der aus der Eizelle hervorgegangene oder seitlich am Stolo entstandene Polyp) dauernd prävaliert; es ist cymös, sobald sie von Tochterachsen morphologisch oder funktionell überholt wird, und zwar dichasial (polychasial), sobald 2 oder mehr Seitenachsen die Mutter überflügeln, ohne daß eine Scheinachse zustande kommt; letztere, bedingt durch Prävalenz einer Seitenachse, ist charakteristisch für das Sympodium. Dieser Begriff läßt sich, wofern das ganze System eine Ebene bildet, und nur das interessiert uns hier, auflösen in die Kategorien Fächel, mit seitlich abwechselnder Bevorzugung, und Sichel mit einseitiger Anordnung der Personen an der scheinbaren Achse.

Ich muß noch einmal auf die Personenfrage zurückkommen: daß ich die Stolonen nicht berücksichtigen will, sagte ich schon; dasselbe soll von den Medusen, medusoiden Gemmen u. a., kurz von allem, was am Blastostyl sitzt, gelten; und zwar einerseits deshalb, weil von ALLMAN das Grundgesetz des Wachstums

der Knospen am Blastostyl als centripetale (= akrofugale) Knospungsfolge (im Gegensatz zur Blütenentstehung bei den Pflanzen) nachgewiesen ist, andererseits da ein Eindringen in dieses Gebiet (bei dem SCHWENDENER'sche Principien ins Spiel zu kommen scheinen) die Übersichtlichkeit der allgemeineren Verhältnisse stören dürfte. — Der Blastostyl ist eine Person.

Alle weiteren allgemeinen Erörterungen verspare ich auf den Schluß.

Historisches.

Ich hoffe keine wichtigen Angaben über Hydroidentektonik übersehen zu haben; wenn meine Hoffnung berechtigt ist, so wäre des Erforschten außerordentlich wenig. Abgesehen von einigen Sätzen ALLMAN's (Tubularienmonographie p. 101 ff.), die sich nur auf die Folge der morphologisch verschiedenen Gebilde beziehen, und von denen das für uns wichtigste Resultat bereits erwähnt wurde, habe ich nur in WEISMANN's Arbeit über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen (pag. 19 und 20) einiges für mich Brauchbare aufgefunden, das allerdings von großer Bedeutung ist. Wenn ich bedenke, daß ich ganz zufällig bei der Lektüre jenes Werkes, in dem ich nichts für meine speciellen Untersuchungen Wertvolles zu finden erwartete, den betreffenden Passus antraf, so können gewisse Bedenken, ich möchte noch andere derartige beiläufige Aussprüche übersehen haben, nicht fernbleiben. Möge man mir das nicht zu sehr verübeln. Alle Bemerkungen über Verzweigung, die sich in den verschiedensten Werken (HINCKS, ALLMAN, HELLER etc.) bei Speciesdiagnosen finden, beschränken sich auf Ausdrücke wie „zierlich“, „zickzack“, „unregelmäßig“ etc. und sind fast stets trotz ihrer so allgemein gehaltenen Form durchaus falsch, wie sich zeigen wird.

Die Figuren aus den verschiedenen Werken (HINCKS, ALLMAN, KIRCHENPAUER, HELLER u. a.) habe ich nur mit großer Vorsicht und fast stets nur da zu meinen Zwecken benutzt, wo ich sehr nahverwandte Formen selbst untersuchen konnte. Nie mit Berücksichtigung der Tektonik gezeichnet, war es nur zu leicht möglich, daß Abnormitäten oder Deformationen (bei Campanularien z. B. sterben am Hauptstamm später meist die primären Polypen ab etc.), wofern nur einige der das Objekt der Untersuchung bildenden Hydranthen gut erhalten waren, die Darstellungsvorlage

bildeten. Immerhin konnte ich namentlich aus dem Challengerwerke ALLMAN's großen Nutzen ziehen.

Ich führe aus der WEISMANN'schen Monographie einige Sätze fast wörtlich an: „Bei baumförmig verzweigten Tubularinenstöckchen bleibt der erste Hydranth für immer an der Spitze des Stammes, er treibt an seinem Stiel zwar nach rechts und links neue Hydranthen hervor, aber dieselben überflügeln ihn nie im Wachstum. Ganz ebenso verhält es sich mit den Nebenästen, welche sich aus den erwähnten Seitenknospen entwickeln. Bei den Thecaphoren giebt es keine Haupthydranthen. Nachdem ein Hydranth eine Knospe hervorgebracht hat, wächst sein Stiel nicht in die Länge und bildet eine neue Knospungszone, sondern er bleibt unverändert, und nur der Tochterhydranth, der ihm zugleich über den Kopf wächst, produziert eine Knospe. Es ist damit nicht gesagt, daß jeder Hydranth überhaupt nur eine Knospe hervorbringen könnte, vielmehr beruht die Verästelung der Stöcke da, wo sie besteht, eben darauf, daß manche Hydranthen noch eine zweite Knospe von derselben ersten Knospungszone aus hervorbringen und zwar gegenüber der ersten, und daß diese die Grundlage einer selbständigen Serie von solchen alternierenden Knospungsprozessen wird."

Soweit WEISMANN; die Richtigkeit seiner Behauptungen, die ich im Prinzip jetzt gleich anerkennen will, wird für die Campanulariden und Sertulariden im Verlauf des Folgenden zu prüfen sein.

Die Tubularinen verzweigen sich also racemös, die Thecaphoren cymös.

Spezieller Teil.

In diesem Abschnitte meiner Arbeit gedenke ich die Resultate meiner Untersuchungen systematisch im einzelnen auszuführen. Wiewohl allgemeine Erörterungen und Zusammenfassungen den Gegenstand des folgenden Abschnittes bilden sollen, wird es doch nicht zu vermeiden sein, auch hier schon bisweilen allgemeinere Gesichtspunkte heranzuziehen. Ich behandle die untersuchten Formen nach Ähnlichkeit der Verzweigung gruppiert, ohne mich viel um die — wohl in manchem einer Reform bedürftigen — Systematik zu kümmern. Den eigenen Resultaten wird sich jedesmal eine kurze Erörterung der mit einiger Sicherheit aus den vorhandenen Abbildungen zu gewinnenden Ergebnisse anreihen.

A. Der „Obelia"-Typus.

[*Obelia* (Péron et Lesueur), *Campanularia* (Lamarck), mit Ausnahme von *Campanularia verticillata* (*L.*), *Gonothyraea* (*A.*).]

Ich untersuchte: *Obelia geniculata L.* (Helgoland), *longissima Pallas* (Helgoland), *gelatinosa P.* (Triest), *flabellata* Hincks (Helgoland) und *dichotoma L.* (desgl.); *Campanularia angulata* Hincks (Triest), *exigua* (?) Sars (Lesina), *flexuosa* Hincks (?).

Zunächst lassen sich sämtliche Formen gemeinsam betrachten.

Das Weismann'sche Gesetz bestätigend, tritt uns an jungen Stöcken stets die Personenanordnung des Schema 1 entgegen, d. h. eine typische Fächel; die untersten Teile der Hydranthenstiele bilden das Sympodium, der oberste Hydranth ist der jüngste. Man erkennt das besonders dann, wenn, wie im Schema angedeutet, die Entstehung einer neuen Knospe erst durch eine Hervorwölbung bezeichnet wird.

Die Knospen, welche den dargestellten jungen Stock bilden, wollen wir primäre Knospen nennen. Da jeder Hydranth wegen der Auswärtsneigung seines Köpfchens eine Ebene bestimmt, so folgt schon aus unserer Bezeichnung des Gebildes als Fächel, daß diese Ebene für alle primären Knospen dieselbe ist. „Eine primäre Knospe liegt also mit den beiden ersten Hydranthen eines Stockes in gleicher Ebene (der erste Hydranth braucht keine Ebene zu bestimmen, wie klar); sie ist, wie der Name sagt, stets die erste Knospe, die ein Hydranth erzeugt."

Fig. 1.
Die primäre Knospenfolge des Obeliatypus.

Das von der Gesamtheit der primären Knospen gebildete Sympodium möge Hauptstamm heißen.

Der primäre Stamm scheint nur bei *Campanularia angulata* ein beschränktes Wachstum zu besitzen und hier mit einem eigenartigen peitschenförmigen Gebilde (= letzter primärer Knospe) abzuschließen. S. Hincks, Taf. 34, Fig. 1*a*.

Nie habe ich ein Blastostyl die Stelle einer primären Knospe einnehmen sehen.

Wie nun schon WEISMANN erwähnt, beruht die „Verzweigung" — ein hier sehr eingebürgerter, aber nichtsdestoweniger unklarer Ausdruck, mit dem wir nur nach strenger Definition operieren werden — darauf, „daß manche Hydranthen noch eine zweite Knospe, von derselben ersten Knospungszone aus, hervorbringen, und zwar gegenüber der ersten". In dieser allgemeinen Form ist der Satz nicht für alle Thecaphoren richtig. Ich habe vielmehr für unseren Obeliatypus stets beobachten können, daß die „secundäre Knospe" um ungefähr 90° der cylindrischen Stielperipherie entfernt von der primären Knospe entstand.

Denken wir uns einen Hauptstamm mit seinen Köpfchen aufs Papier gelegt — so daß beide Ebenen zusammenfallen — und nennen wir (die Basis uns zugewendet) seine beiden Seiten rechts und links (allgemein: lateral) die Fläche, die das Papier berührt, hinten, die andere vorn (allgemein: dorsoventral), so entspringen also die sekundären Knospen vorn oder hinten.

Was die Lage der Ursprungsstelle der sekundären Knospe zur primären hinsichtlich der Längsachse des Cylinders anlangt, so liegen beide bei *Obelaria geniculata, longissima* (hier direkt neben einander, um weit weniger als 90° abweichend), *flabellata* und *dichotoma* im selben Durchschnittskreis, bei *Obelia gelatinosa* ist die sekundäre Knospe etwas, und bei *Campanularia exigua* (?) sehr weit auf den freien Teil des Stiels des erzeugenden Hydranthen hinaufgerückt, ein gutes Zeichen dafür, daß er sie erzeugt und sie nicht etwa „in der Achsel" steht, welchen höchst unklaren Begriff schon WEISMANN (bei *Gonothyraea*) gerügt hat.

Mehrere sekundäre Knospen am selben Hydranthen, sich natürlich („vorn" oder „hinten") auf den betreffenden Halbkreis verteilend, wurden bei *Obelia geniculata* und *longissima* häufig konstatiert, scheinen auch sonst nicht selten zu sein.

„Alle Blastostyle, mit Ausnahme derjenigen von *Campanularia angulata* (HINCKS' Abbildung), sind sekundäre Knospen[1])." Zwei Blastostyle am selben Hydranthen wurden nicht gesehen, wohl aber ein Blastostyl neben anderen sekundären Knospen.

Das wäre der Ursprungsort der sekundären Knospen; er allein bedingt noch nicht Richtung und Ebene der „Seitenzweige

---

1) Ich spreche diesen Satz mit Sicherheit natürlich nur für meine Untersuchungen aus, doch scheint er sehr allgemein zu gelten. Sicherlich sind nie Blastostyle primär.

erster Ordnung". Diese beiden Verhältnisse hängen nach unserem ersten Satze von der Ebene ab, welche die sekundäre Knospe, die den Ursprung des Seitenzweiges bildet, einnimmt.

Bei *Obelia geniculata* beobachten wir sehr häufig, wie die Sekundärknospe nach vorn oder hinten herausragt, dann das Köpfchen nach rechts oder links wendet und an der diesem abgewendeten Seite des Cylinders eine primäre Knospe erzeugt. Sie macht also nur eine Wendung durch. Die Richtung des jetzt fixierten Seitenzweigs erster Ordnung — Seitenzweige höherer Ordnung, also sekundäre Knospen am Seitenzweig, habe ich nie gesehen oder abgebildet gefunden — bildet also einen rechten Winkel mit der des Hauptstammes. So sollte es sein: thatsächlich ist der Winkel nach dem Gipfel des Hauptstammes zu spitz (hier sogar sehr spitz), ein beim Obeliatypus universelles Vorkommnis. Seine Ebene steht natürlich annähernd senkrecht auf derjenigen des Mutterstammes, und zwar derart, daß die Schnittlinie der beiden Ebenen mit der Lateralrichtung beider Stämme zusammenfällt.

Ich habe dieses Verhältnis bei fast allen der sehr zahlreichen von mir untersuchten Stöcke gefunden, ein paarmal jedoch ein Verhalten, das zu dem anderen Ebenentypus hinüberführt, der bei allen übrigen Formen angetroffen wurde und zu dessen Betrachtung ich jetzt übergehe.

Die sekundäre Knospe nimmt hier, mit einer Drehung am Ursprungsort, die Richtung des freien Stieles der Mutterknospe an (also rechts oder links), wendet dann durch eine zweite Drehung, derjenigen der *O. geniculata* entsprechend, ihr Köpfchen demjenigen der Mutter ab und erzeugt auf der gegenüberliegenden, also der Mutter zugewendeten Seite, eine primäre Knospe: so ist der Grund für den Seitenzweig erster Ordnung gelegt.

Seine Richtung steht annähernd senkrecht auf der des Mutterstammes; seine Ebene daher auch — es ist geometrisch dieselbe Ebene wie im vorigen Falle — aber die Schnittlinie beider Ebenen ist die Lateralrichtung des Mutterstammes, die Dorsoventral-Richtung des Seitenzweigs erster Ordnung.

Ganz dasselbe gilt für die häufigen Seitenzweige zweiter und dritter Ordnung; höhere Ordnungen kamen nicht zur Beobachtung.

Die sekundäre Knospe wächst also vorn oder hinten am Mutterstamm vorbei, nach rechts oder links, der Ursprungsort (90° von

der Rechts-Links-Richtung entfernt) bedingt das. Es tritt nun die Frage auf, ob etwa eine regelmäßige Verteilung des letzteren auf beide Seiten des Stockes hier konstatierbar ist.

Ich habe nur in 2 Fällen derartiges konstatieren können, und auch diese Ergebnisse möchte ich nicht ohne eine gewisse Reserve aussprechen.

Bei *Obelia longissima* scheinen die sekundären Knospen der Seitenäste erster Ordnung, also die Grundlagen für diejenigen zweiter Ordnung, stets an der unteren Seite des — aufrecht stehenden — Stockes abgegeben zu werden, bei *Obelia gelatinosa* dagegen scheint ein regelmässiges Alternieren des Ursprungs der betreffenden Gebilde zwischen oben und unten der Fall zu sein.

Die letzte Frage, die wir erörtern wollen, ist diejenige nach der Gleichwertigkeit der den Stock zusammensetzenden Personen. Kann potentia jede Person (abgesehen vom Blastostyl) alles hervorbringen, primäre, sekundäre Knospe und Blastostyl? Oder sind etwa die Blastostyle produzierenden Personen oder solche, die Seitenzweigen den Ursprung geben, gesetzlich verteilt?

Die Antwort auf letztere Frage lautet: nein. Jede Person des Stockes hat universelle Energie, alle sind gleichwertig, vielleicht mit alleiniger Ausnahme der erwähnten, nicht ganz sicheren Fälle von *Obelia longissima*, und namentlich *Obelia gelatinosa*. Hier, bei letzterer, würde die Verschiedenheit der Energie sich zwar nur auf eine untergeordnete Sache erstrecken, sie wäre aber da.

Unser Resultat ist folgendes: Jede Person der Polypen vom Obeliatypus ist befähigt, eine primäre und n sekundäre Knospen, von denen eine Blastostyl sein kann, hervorzubringen. Erstere sind dadurch charakterisiert, daß sie selbst proliferieren in einer Ebene, welche durch ihre Hauptachse und die ihrer Mutter, auch schon durch die Neigung ihrer Mutter, gegeben ist, während die sekundären Knospen um etwa einen viertel Kreisbogen von den vorigen entfernt inserieren. — Spezielle Ausbildungen dieses Wachstumsgesetzes sind nach Species verschieden, aber für diese konstant. — Das von dem gesetzlich Möglichen wirklich Vorhandene dürfte durch äussere Einflüsse bedingt werden (s. allg. Teil).

Ich habe, wie erwähnt, die vorstehenden Betrachtungen lediglich auf meine Untersuchungen basiert. Es scheint nun nach den

Abbildungen von HINCKS und ALLMAN mit einiger Sicherheit behauptet werden zu können, daß folgende Formen ebenfalls das Obeliengrundgesetz des Wachstums zeigen: *Thyroscyphus ramosus A.* et *simplex A.*, *Cryptolaria pulchella*, *crassicaulis* et *geniculata A.*, *Gonothyraea A.*, *Obelia plicata H.*, *Campanulina turrita H.* Diesen schließen sich wohl sehr viele, wenn nicht alle übrigen an, doch kann ich nichts positives darüber aussagen.

Anhang: Die zusammengesetzten Stämme.

Diese Gebilde habe ich bei *Obelia gelatinosa* und — vorgreifend sei es bemerkt — bei *Halecium halecinum* et *plumosum* beobachtet; sie scheinen sich ferner bei *Obelia plicata H.*, der Gattung *Cryptolaria A.* und sonst bisweilen zu finden.

Beim ersten Anblick scheint eine *Obelia gelatinosa* unser ganzes Wachstumsgesetz über den Haufen zu werfen, der Hauptstamm und die proximalen Teile der Seitenzweige erster Ordnung bestehen aus einem Röhrengeflecht (etwa 10 Röhren), die Hydranthen treten scheinbar regellos bald aus dieser, bald aus jener Röhre heraus. Schon auf Querschnitten jedoch überzeugt man sich, daß eine Röhre durch ihr Perisark bedeutend prävaliert; mit Nadeln kann man sodann leicht alle Röhren bis auf jene fortpräparieren und entfernt dabei keinen Hydranthen. Nur jene Röhre (Sympodium) proliferiert, die anderen sind aus dem in die Kategorie der Stolonen gehörigen Wurzelgeflecht am sympodialen Stamm emporgewuchert; zu welchem Zwecke, wenn die Frage erlaubt ist, wage ich nicht zu behaupten.

Stologebilde wollten wir außer Acht lassen: trotzdem wird uns diese kurze Betrachtung vor Mißverständnissen und Verwechselungen — besonders mit *Campanularia verticillata* — bewahrt haben und dadurch gerechtfertigt sein.

B. Halecium.

Es widerstrebt mir, diese Kategorie aufzustellen, denn es ist keine. Man betrachte diesen Abschnitt als Übergang zum folgenden; die Gattung *Halecium* ist — und vielleicht nicht nur ihrer Verzweigung nach — eine Übergangsreihe zu *Sertularella*.

Halecium flexile A. und *fastigiatum A.* scheinen nach ALLMAN's Abbildungen durchaus Obelientypus zu zeigen. *H. halecinum L.*, *plumosum H.* et *tenellum H.* (alle von Helgoland) konnte ich selbst studieren, ich beginne mit letzterem.

Bei *Halecium tenellum* findet sich das Obeliengesetz ganz rein. Energieverschiedenheiten der Personen sah ich nicht; sehr häufig treten vorn und hinten an demselben Hydranthen sekundäre Knospen auf, die beide Seitenzweigen den Ursprung geben (geschieht das nahe der Spitze des ganzen, so hat das Gebilde eine scheinbare — natürlich ganz äußerliche Ähnlichkeit mit dem Dichasium der Botaniker). Ihre ersten primären Knospen, dem Mutterpolypen der Sekundärknospe sich zuneigend (s. o.), sind natürlich einander zugewandt.

Ein interessantes nur hier beobachtetes Vorkommnis ist das Auftreten eines neue Cormen erzeugenden Stolos an Stelle der obersten primären Knospe. Daß der Stolo primär ist, ergiebt sich, außer nach den Ebenenverhältnissen, namentlich daraus, daß er unter der Sekundärknospe, die in dem einen beobachteten Falle an der betreffenden Stelle vorhanden war, am Stiele seines Mutterhydranthen entsprang.

Blastostyle hatte ich leider nicht zur Verfügung.

Bei *H. halecinum* et *plumosum*, denen sich *H. beanii* JOHNSTON, sowie — ein interessantes Faktum — *Sertularia filiformis* et *echinocarpa A.* anzuschließen scheinen, ist die Tektonik, mit Ausnahme der Blastostylinsertion, durchaus sertularellaartig, so daß sie hier nicht erörtert werden soll. Die Blastostyle zeigen den Obelientypus. Es folgt daraus die Einebnigkeit des ganzen Stockes, mit Ausnahme der Blastostyle (s. u.).

An sehr jungen Stöcken inserieren auch die sekundären Knospen nach dem Typus der Obelia; an älteren Stöcken fehlen die unteren Hydranthen meist, daher ich beide Insertionsverhältnisse der Sekundärknospen an demselben Stocke nicht beobachten konnte. Ich zweifle jedoch nicht, auch hier einen Fall des später zu besprechenden „biogenetischen Gesetzes für Cormen“ vor mir zu haben.

Es wurde nie mehr als eine sekundäre Knospe beobachtet, auch nie eine solche mit einem Blastostyl zusammen. Die Mutterhydranthen letzterer scheinen oft abzusterben, sie sind dann schwer nachzuweisen; daher viele Abbildungsfehler.

Eine Verschiedenheit der Energie fand bei allen untersuchten Exemplaren in der Weise statt, daß 1 Paar Polypen mit Sekundärknospen (Seitenästen) stets mit einem Paar ohne solche abwechselt, also jeder 3. und 4. Hydranth produziert eine solche; daraus folgt das Alternieren der Seitenzweige.

Blastostyle finden sich, was z. T. schon aus obigem folgt, vorwiegend an den Seitenzweigen höchster Ordnung.

Wir verlassen *Halecium*, eine weitere Ausführung hätte nach den ausgedehnten Erörterungen über den Obeliatypus und vor denjenigen über *Sertularella* keinen Zweck.

Ueber den zusammengesetzten Hauptstamm ist das Nötige gesagt.

C. Der Sertularellatypus.

Zunächst ein paar Worte zur Verständigung: ich schließe mich in der Nomenclatur dem HINCKS'schen Buche an, der vorliegende Typus wird also namentlich vertreten durch die Gattung *Sertularella* GRAY. In den Challengerarbeiten hat ALLMAN diese Gattung wieder dem Genus *Sertularia* eingereiht.

Nach meinen eignen Untersuchungen und nach den zuverlässigen Illustrationen scheinen in die vorliegende Kategorie zu gehören die Gattungen *Sertularella* GRAY, *Thujaria* FLEMMING, *Hydrallmania* HINCKS, und *Sertularia L.* zum Teil.

Ich habe untersucht: *Sertularella fusiformis* HINCKS (Lesina), *tricuspidata* ADLER (Helgoland) et *polizonias L.* (desgl.), *Sertularia abietina L.* (Far Oer), *cupressina L.* (Helgoland), *argentea E.* und *S.* (Helgoland), *Thujaria thuja L.* (Far Oer), und *Hydrallmania falcata L.* (Helgoland).

Die letzten 4 Formen sind bei oberflächlicher Betrachtung sehr aberrant und sollen daher gesondert diskutiert werden, nachdem wir die Verzweigung der *Sertularella* kennen gelernt haben.

a) Sertularella.

Die Bildung des Hauptstammes, wie überhaupt jede Primärknospenbildung weicht bei *Sertularella* vom Obelientypus in keiner Weise ab. Sekundäre Knospen jedoch, für deren Erzeugung wie für die der Blastostyle — es scheinen nicht beide zusammen vorzukommen — keine Energieverschiedenheiten vorhanden sind, werden nicht um 90°, sondern um 180° vom Ursprung der Primärknospe entfernt erzeugt, also vis-à-vis denselben, und zwar, auf die Cylinderlänge bezogen, im selben Durchschnittskreis. Hier gilt also das WEISMANN'sche Gesetz vollständig. Jede Sekundärknospe neigt ihr Köpfchen nach unten, vom Mutterhydranthen fort: die erste von ihr gebildete primäre Knospe sieht daher nach der Spitze des ganzen Stockes.

Ich bemerke hier gleich ein für allemal, daß wir bei unserer Untersuchung der Knospungsorte und deren Verteilung stets nur die lebende Substanz, nicht das tote Skelett ins Auge fassen. Die mächtigen Panzerbildungen dieser und der folgenden Formen sind oft wohl imstande, das thatsächliche Lagerungsverhältnis, die organische Verbindung der Knospen zu verdunkeln, völlig unsichtbar machen werden sie dieselben an lebend konserviertem Material jedoch nie.

Die Blastostyle, bei *Halecium* noch den Obelientypus bewahrend, sind hier, wie dort schon die sekundären Knospen, von dieser Lage abgewichen, haben aber nicht die Lage echter Sekundärknospen angenommen, sondern stehen dem (potentiellen, w. g. wohl nicht realen) Ursprungsorte dieser vis-à-vis, also unter der primären Knospe. Das gilt von allen von mir untersuchten Formen und von allen brauchbar abgebildeten (bisweilen scheinen — nach den Figuren — die Blastostyle noch ein klein wenig nach hinten oder vorn gerückt) bis auf *Sertularia unilateralis A.*, deren Blastostyle ALLMAN am Platze von Sekundärknospen entspringen läßt.

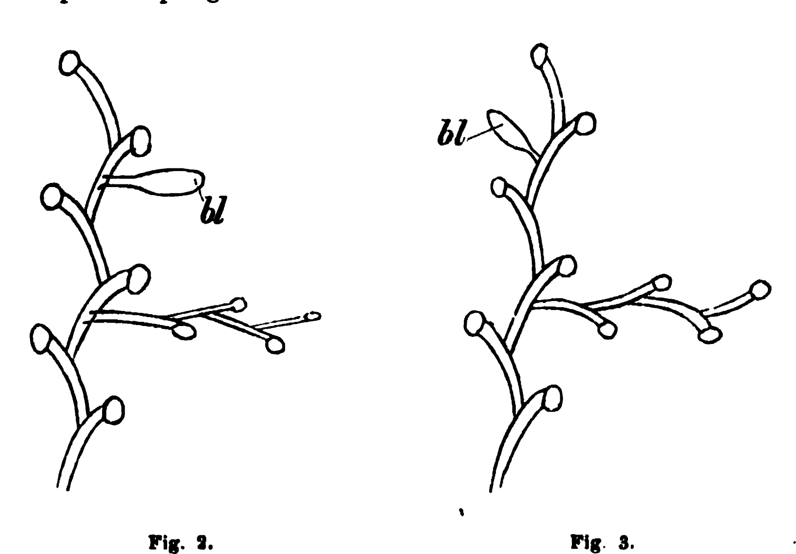


Fig. 2. Der Obeliatyus. *bl* Blastostyl.

Fig. 3. Der Sertularellatypus. *bl* Blastostyl.

Es ist eine Folge des Gesagten, daß der gesamte Stock einer *Sertularella* in eine Ebene fällt. Biegungen — wohl die Wirkung der Außenwelt — bleiben nicht aus, sind aber in geringem Maße

vorhanden. Jedenfalls treten konstante Biegungen oder Torsionen hier nicht auf, ebensowenig wie bei der folgenden Form: sie sind kein Bestandteil des Wachstumgsgesetzes; ein Punkt, der nicht ganz ohne Bedeutung ist.

Ehe ich weitergehe, verweise ich auf die Figuren 2 und 3, welche Darstellungen des reinen Obelien- und Sertularellentypus geben.

Von *Sertularia abietina* gilt das soeben Gesagte fast vollkommen. Das sogenannte „Alternieren" der Polypen ist nicht mehr so deutlich wie bei *Sertularella*, aber immer noch unschwer erkennbar. Blastostyle konnte ich leider nicht beobachten. Ebensowenig zeigten meine Exemplare Seitenzweige höherer als erster Ordnung, dieselben sind jedoch nach Hincks' Figuren sicherlich vorhanden, und scheinen auch die Einebnigkeit des Ganzen nicht zu stören; doch spreche ich letzteres, im Hinblick auf die folgenden Formen, mit einiger Reserve aus.

Während im unteren, ältesten Teile des Stockes hinsichtlich der Abgabe der sekundären Knospen Regellosigkeit herrscht, freilich mit der Einschränkung des strengen Alternierens der Seitenzweige, ist im oberen Teile desselben die nämliche Energieverteilung aufgetreten, die wir schon bei Haleciumarten fanden: nämlich nur jeder 3. und 4. Polyp giebt sekundäre Knospen ab. Vielleicht ein Beispiel für das biogenetische Gesetz für Cormen.

Vor dem Übergang zu denjenigen Formen, bei welchen Drehungen Bestandteile des morphogenen Gesetzes bilden, zähle ich noch diejenigen Arten auf, für die sich nach den Abbildungen — wenigstens für den vegetativen Teil — der Sertularellatypus mit einiger Sicherheit behaupten läßt. Es sind dies: *Lictorella cyathifera A.* et *halecioides A.*, *Perisiphonia filicula A.*, *Sertularia annulata, exigua, catena* et *geniculata A.*, *Thecocladium A.* und ein interessantes Faktum, wenn es sicher wäre — *Campanularia insignis A.*

b) Der Cupressinatypus.

Ein junger Stock von *Sertularia cupressina* zeigt etwa folgendes Verhalten: Der Hauptstamm ist durchaus nach dem Obelien- und Sertularellatypus, die sich hier ja berühren, aufgebaut. Die Abgabe sekundärer Knospen scheint, wie bei abietina im unteren Stockteil, mit Ausnahme der Alternation irregulär zu sein, dann aber tritt das bekannte Gesetz in Geltung, daß der 3. und 4. (seltener 5. und 6., oder 7. und 8.) Hydranth stets sekundär pro-

liferiert. Nicht ganz konstant ist dieses Verhalten, ich habe einigemale vielmehr eine Knospungsart angetroffen, die, nur auf einen Ort am Stamm beschränkt und nicht etwa mit Störung der Alternation die Erscheinung hervorruft, daß, falls unter der betreffenden Stelle stets der linke von einem Seitenzweigpaar der untere, der rechte der obere war, dieses Verhältnis umgekehrt wird. Es tritt, kurz gesagt, einer statt eines Paares von Sekundärhydranthen auf, von beiden Nachbarn durch zwei nicht sekundär fruktifizierende Personen getrennt. (S. Fig. 4*a* u. *b*.)

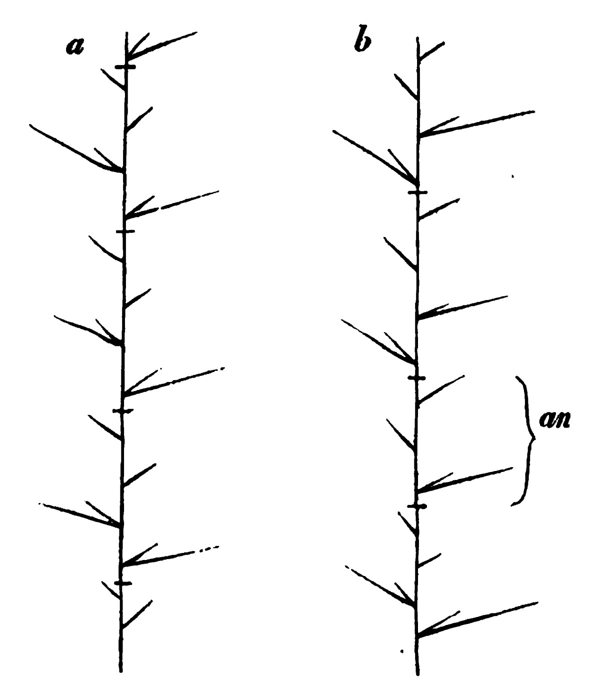


Fig. 4. Normaler (*a*) und anormaler (*b*) Hauptstamm von *Sertularia cupressina*. *an* Anormales Cormidium.

Stets 2n + 2 Hydranthen, 2n ohne und 2 mit sekundären Knospen, sind am Hauptstamm durch einen Chitineinschnitt getrennt, und zwar findet sich derselbe über den ersteren. (Man könnte hier, wie auch schon bei *S. abietina*, von Stockmetameren, oder auch von Cormidien reden, freilich verstand Haeckel unter letzterem Wort eine Gruppe morphologisch differenter Personen, die sich n-mal wiederholt, während unsere Personen funktionell (der Energie nach) different sind).

Der junge Stock zeigt an den Seitenzweigen solche zweiter Ordnung, auf deren Bau wir erst später eingehen wollen, er zeigt am Seitensystem Blastostyle, die im Gegensatz zu *Sertularella* an Stelle sekundärer Knospen stehen [1]): alles das liegt in einer Ebene.

Es dreht sich nun im Verlauf der Stockentwicklung jeder primäre Seitenast vor (örtlich) Abgabe der ersten Sekundärknospe um 90°, wodurch das ganze Seitensystem in eine Ebene gebracht wird, die derjenigen des ersten Seitenzweigsystems der *Obelia gelatinosa* etc. entspricht. Diese Ebene bleibt für die Seitenzweige höherer Ordnung gewahrt, sofern nicht einer derselben sich besonders kräftig entwickelt. In diesem Falle nähert er sich dann in seinem ganzen Aufbau dem Hauptstamm.

Die soeben erörterte sekundäre Drehung der Seitenzweige erster Ordnung, ein Faktor im Wachstumsgesetz der *Cupressina,* läßt sich bei der Präparation dieser Form mit Nadeln leicht rückgängig machen. Nach dieser Handlung, sowie auch an jungen Stöcken, hat es den Anschein, als werde der erste Seitenast zweiter Ordnung stets nach unten zu (in Hinsicht auf den ganzen Stock) abgegeben.

Alles Gesagte gilt fast wörtlich auch für *Sertularia argentea*, weshalb ich später nicht darauf zurückkommen werde.

Betrachten wir jetzt ein senkrecht zur Hauptstammebene ausgebreitetes Zweigsystem, d. h. einen Seitenzweig erster Ordnung mit allen seinen Erzeugnissen. Mit bloßem Auge betrachtet wird es schwer sein, die Prävalenz des Seitenzweiges erster Ordnung, sowie überhaupt eine Ungleichwertigkeit der verschiedenen Zweige zu erkennen. Scheinbar dichotom verästelt sich das ganze Gebilde in seiner Ebene. Nachdem wir jedoch *Sertularella* studiert haben, und uns am jungen Cupressinastocke sowie am Hauptstamm alter Exemplare überzeugt haben, daß hier jedenfalls die Sertularellagesetze gelten, werden wir auch für das Seitensystem gleiches vermuten und bei einiger Überlegung auch wohl zu einer richtigen Deutung der vorliegenden Verhältnisse gelangen.

In Fig. 5 habe ich ein Stück eines Seitenzweigsystems und zwar die Abgangsstelle eines Astes höherer Ordnung, eine scheinbare Dichotomiestelle darzustellen versucht. Ich deute die Sachlage so: der mit punktierter Linie angedeutete Personenkomplex

---

1) Dieselben standen fast alle einseitig an den Zweigen. Äufsere Einflüsse?

läßt sich ungezwungen als Zweig mit dem Sertularellatypus (= Obeliatypus) der primären Knospenfolge auffassen, die Knospe *a* giebt außer ihrer primären Knospe *a'* auch eine sekundäre Knospe *b* ab; dieselbe zeigt ebenfalls die typische Sertularellalage: sie sieht nach unten und giebt ihre erste primäre Knospe nach oben hin ab.

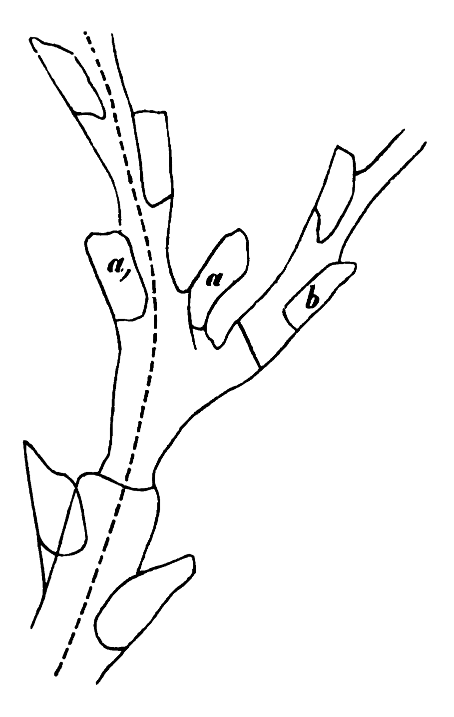


Fig. 5. Sertularia cupressina.

Das wiederholt sich nun so fort.

An Gesagtes anknüpfend bemerke ich nochmals, daß jeder Zweig den ersten Seitenast stets von einer nach der Basis seines Mutterastes gerichteten Person abgehen läßt.

Gehen wir jetzt etwas ins Detail. Mit ein paar Worten sei der sonst von uns wenig berücksichtigten Skeletteinschnürungen gedacht. Es tritt stets eine Einschnürung auf am abgebenden Ast unter der abgebenden Person und ebenfalls am abgegebenen Ast unterhalb des ersten Polypen (s. Fig.) Somit entstehen am Seitensystem — wie auch am Hauptast — Glieder. Es ergiebt sich für dieselben, sowohl durch Beobachtung als auch aus oben Gesagtem deduzierbar, folgende Regel: Von den beiden von einer scheinbaren Bifurkationsstelle abgegebenen Gliedern trägt stets das abgebende eine ungerade, das abgegebene eine gerade Zahl von Personen. Für erstere beobachtete ich die Zahlen 7, 9 und 11, für letztere 6, 8 und 10, scheinbar regellos.

Die Gesetze, aus denen sich dieses ohne weiteres, so daß ich nicht näher darauf einzugehen brauche, ergiebt, sind diejenigen der Alternation, der Astabgabe nach der Mutterzweigbasis und der Einschnürungen.

Es gilt also, um es nochmals kurz zu sagen, für *Sertularia cupressina* das Sertularellagesetz mit abweichender Blastostyl-

stellung und sekundärer Drehung: nennen wir das Cupressinatypus.

Junge Stöcke von *Sertularia argentea* stimmen — nach einer Abbildung der Monographie von Hincks — von Zahlenverhältnissen abgesehen, völlig mit jungen Cupressinacormen überein, und auch ältere Exemplare reihen sich ungezwungen demselben Wachstumstypus ein. Dieselbe Drehung um 90° — scheinbar unregelmäßig bald nach „vorn", bald nach „hinten" — dieselbe von *Sertularella* abweichende Stellung der Blastostyle.

Was spezielle Abweichungen anbelangt, so fehlt — siehe Fig. 5 — die zweite Perisarkeinschnürung unterhalb der abgegebenen Sekundärknospe, oder dieselbe ist wenigstens sehr schwach, die Zahlen der den einzelnen durch die Einschnürungen bedingten Gliedern zugehörigen Personen sind geringer als bei Cupressina, ohne natürlich den Wechsel von Ungerade und Gerade schwinden zu lassen, der, wie wir sahen, gar kein gesondertes Gesetz, sondern eine mathematische Folge anderer Gesetze ist.

Ein paar Worte über die an den Spitzen von Zweigen jeder Art zu beobachtenden Verhältnisse, die für alle hier betrachteten Formen gelten: das Zusammentreten der Personen zu Paaren, das wir hier bisweilen schon konstatierten und das uns später noch besonders interessieren wird, läßt an den „Vegetationspunkten" vielleicht die Ansicht aufkommen, es entständen die Personen gar nicht cymös, sondern racemös an fortwachsender Achse; eine Vergleichung mehrerer Vegetationspunkte — hier natürlich ein tropischer Ausdruck — lehrt jedoch stets den richtigen Entstehungsmodus erkennen. Meist sind schon eine Anzahl (3) Personen angelegt, ehe eine derselben ihre Theca ausbildete; das ist es, was die Deutung im ersten Augenblick erschwert. Bei Besprechung des Diphasiatypus werden wir hierauf zurückkommen.

c) Thujaria thuja.

Untersuchen wir zunächst, was uns an einem *Thujaria thuja*-Stock beim ersten Anblick in die Augen fällt. Geweihartige Zweigsysteme sitzen nach der Divergenz $^1/_3$ an dem sehr ausgeprägten Hauptstamm; uns treten also 3 Orthostichen, um mich der botanischen Terminologie zu bedienen, vor Augen. Genauere Betrachtung lehrt uns dann — ich untersuchte nur totes Material — daß jeder Ast unter einem kleinen Loche in der Hülle inseriert ist, und daß sich außerdem noch 2n solcher Löcher finden, wenn in die Zahl der Zweigsysteme ist. Auch diese Löcher zeigen reguläre

Anordnung; sehen wir von den Astsystemen ab, so erhalten wir für die 3n Löcher die Divergenz $^4/_9$; 9 Orthostichen.

Bald erkennen wir, daß sich alles Vorhandene als 2 Spirallinien auffassen läßt, die in demselben Sinne den Stamm umlaufen. Eine dieser Spiralen ins Auge gefaßt ergiebt, was übrigens schon aus obigem folgt, daß allemal das 19. Loch in derselben vertikalen mit einem Loche derselben Spirale liegt, ebenso das 7. Astsystem über einem entsprechenden.

Beziehen wir beide Spiralen aufeinander und numerieren von unten nach oben, so ist der Ast, welcher zunächst über einem Ast der Spirale *a* steht, der zweite Ast der Spirale *b*.

In Gedanken möge man sich jetzt den Stammcylinder in einer Weise tordiert denken, welche die beiden Spiralen gleichzeitig zu zwei vertikalen Linien macht — es ist das möglich, da beide denselben Bedingungen genügen — dann gelangt man zu einem ebenso merkwürdigen wie einfachen Resultat: wir sehen die Anordnung des Sertularella- oder Obelientypus vor uns: zwei alternierend stehende Polypenreihen an einer Achse.

Wir glauben nach dem Gesagten nicht den mindesten Zweifel an der Ableitung des Modus der Personenanordnung am Hauptstamm der *Thujaria thuja* von genanntem Typus hegen zu dürfen.

Dazu kommt, um das gleich vorweg zu nehmen, daß nach Abbildungen von Kirchenpauer (Nordische Sertulariden) und Hincks alle übrigen Formen der Flemming'schen Gattung *Thujaria* Sertularellatypus am Hauptstamm zeigen, und daß andrerseits, was ich aber mit großem Vorbehalt ausspreche, die gedachte Auflösung der Spirale im unteren Stockteile wirklich von statten gegangen zu sein scheint; dieser Punkt bedarf einer zum speziellen Zwecke unternommenen Untersuchung (siehe den allgemeinen Teil).

Sehen wir uns nun die Seitenzweigsysteme der *Thujaria thuja* an. Ich erwähnte schon oben, daß ein Seitenast stets unter einem „Loche“ abgeht, der gewöhnliche Modus der Sekundärknospenabgabe bei Sertularella; die abgegebene Sekundärknospe nun produziert einen primären Polypen und dann folgt stets eine Einschnürung des Perisarks. Die erwähnten beiden ersten Knospen des Seitenzweigsystems liegen in einer gegen die Vertikale etwas geneigten Ebene. Dieses abnorme Verhalten ist wohl nur eine Verlegung der bekannten Cupressinadrehung nahe an den Hauptstamm.

Der Einschnürung folgt derjenige Hydranth, der mit der sekundären Prolifikation beginnt. Im Verlauf des folgenden ist, ab-

gesehen von dem Fehlen weiterer Perisarkeinschnürungen, alles ebenso wie beim Cupressinatypus.

Nur auf einen dort nicht so hervortretenden Punkt muß ich etwas genauer eingehen. Das ist die große Regelmäßigkeit — der bekannte geweihartige Typus — der Seitensysteme von *Thuja*.

Eine genaue Analyse der Verhältnisse, eine strenge Anwendung der Cupressinagesetze, die keiner Schwierigkeit unterliegt, ergiebt als Resultat die morphologische Ungleichwertigkeit der beiden Hälften des äußerlich symmetrischen Gebildes, ein Resultat, das beim Fehlen jeder Dichotomie eigentlich der Hauptsache nach zu erwarten war.

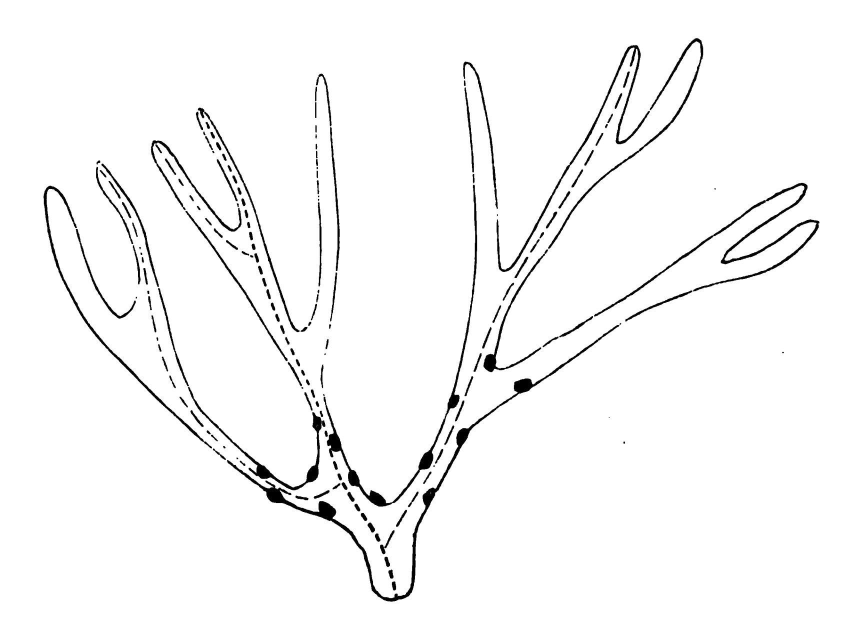


Fig. 6. Seitenzweigsystem von *Thujaria thuja*.

Zu Fig. 6, in welcher die punktierte Linie den Seitenzweig erster, die übrigen Linien diejenigen zweiter Ordnung darstellen, brauche ich nichts hinzuzufügen. Die Zeichnung ist nur wenig schematisiert, das Basalglied ist fortgelassen.

Die Abbildungen lassen mich vermuten, daß sich bei den übrigen, meist weit einfacheren Thujaformen im wesentlichen alles ebenso verhalten wird.

Blastostyle beobachtete ich nicht; HINCKS bildet sie für *Thujaria articulata* PALLAS an Stelle sekundärer Knospen ab.

Die Gattung *Thujaria* baut sich also, von einer Torsion des Hauptstammes bei *Thuja* abgesehen, durchaus nach dem Cupressinatypus auf.

Über die wahre Natur der — jedenfalls morphologisch gesetzlichen — Torsion wird uns nur die Cormontogenie der *Thujaria thuja* Aufklärung verschaffen können.

d) Hydrallmania falcata.

Diese Form ist unstreitig von allen Polypen, die ich untersucht, am kompliziertesten gebaut. Der schon beim normalen Cupressinatypus und bei *Thujaria thuja* hervortretende Gegensatz von Hauptstamm und Seitenästen, das Zusammentreten bestimmter Personengruppen zu höheren Einheiten, eben den Seitenzweigsystemen, ist hier auf eine hohe Ausbildungsstufe gelangt. Ja! noch mehr, es besteht eine morphologische Differenz zwischen den primären Hydrotheken des Hauptstammes und allen anderen, so zwar, daß erstere typische Sertularidentheken sind, während die letzteren jene bekannte gebogene Form zeigen und auch allein mit ihrer Mündung aus der Knospungsebene ihres Astes heraustreten, ein Verhalten, das ja hinreichend beschrieben ist.

Unser biogenetisches Gesetz für Cormen leistet uns bei der Analyse dieser interessanten Form gute Dienste, nehmen wir dieselben sogleich in Anspruch, und betrachten wir junge Stöcke oder die unteren Teile älterer.

Die Anordnung der Personen ist typisch die einer *Sertularella*. Am Hauptstamm giebt jede Person eine sekundäre Knospe vis-à-vis der primären ab; dieselbe zeigt, wie erwähnt, schon den bekannten eigenartigen Bau. Wodurch die Richtung ihrer Neigung bestimmt werden mag, lassen wir außer Acht — es dürften äußere Ursachen sein — sicher ist, daß sie die Neigungsrichtung aller übrigen Knospen gleicher Form bedingt, d. h. einen wichtigen Charakter des ganzen Stockes.

Nach oben, wie normal, giebt die sekundäre Knospe ihre erste primäre ab, so entsteht der Seitenzweig erster Ordnung. An ihm legt jeder dritte Hydranth durch Abgabe einer sekundären Knospe den Grund zu einem Zweige zweiter — zugleich höchster Ordnung, zu einer Pinnula.

Der Habitus junger Stöcke zeigt insofern recht erhebliche Verschiedenheiten, als häufig schon recht große Stöckchen immer

noch ausschließlich das erste Seitensystem zeigen, während andere bereits lange vor Anlegung aller normalen Seitenzweige erster Ordnung zur Bildung der Pinnulae übergegangen sind.

Daß Seitenzweige erster und zweiter Ordnung alternieren, folgt aus obigem von selbst.

Um später die Darstellung nicht unterbrechen zu müssen, erwähne ich gleich an dieser Stelle die typische Cupressinastellung der Blastostyle, welche — natürlich nur am Seitenzweigsystem — am Orte — aber nicht für — sekundärer Hydranthen hervorknospen.

Über der beschriebenen Jugendregion beginnt nun der Hydrallmaniastock ein wesentlich anderes Aussehen zu zeigen: vermöge einer Spiraldrehung des Hauptstammes stellen die Seitenverzweigungssysteme die Sprossen einer fortlaufenden Wendeltreppe dar, welche, mit allmählich abnehmender Größe der letzteren, oben sehr fein ausläuft. Versuchen wir diese Verhältnisse einer Analyse zu unterwerfen.

Mit Hilfe zweier Pincetten läßt sich die erwähnte Spiraldrehung, die von der hypothetischen Torsion des Thujaria thuja-Stammes wohl zu unterscheiden ist, mit Leichtigkeit rückgängig machen: das aus diesem Prozeß resultierende Gebilde liegt, was besonders wichtig ist, in einer Ebene, es stellt eine in dieser Ebene liegende Spirale dar, an deren Außenseite — also einseitig — der Reihe nach die Seitenzweige erster Ordnung entspringen, die bei oberflächlicher Betrachtung des Stockes in sehr verschiedenen Richtungen scheinbar regellos zu liegen scheinen, was sie ohne Beziehung auf die proliferierende Hauptachse ja auch wirklich thun (Fig. 7).

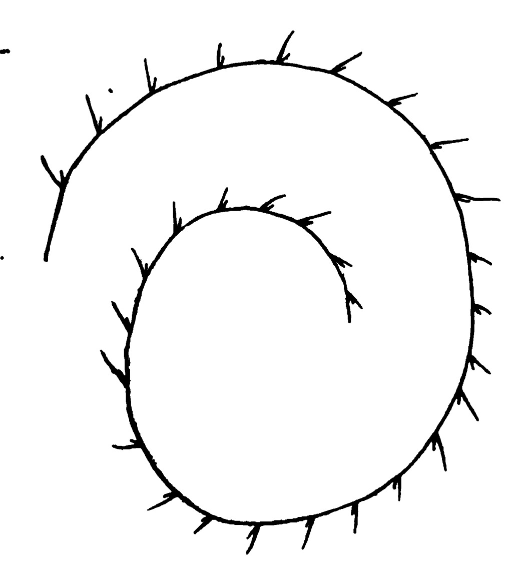


Fig. 7. Hauptstamm von *Hydrallmania*, ausgebreitet.

Wie läßt sich diese Thatsache deuten? Sehen wir fürs erste von der Spiralnatur des ausgebreiteten Gebildes ab, und richten wir unser Augenmerk bloß auf die einseitige Anordnung an einer Linie: so sehen wir eben in letzterer eine erhebliche Abweichung vom Sertularellatypus. Ich glaube, daß wir der Annahme nicht entgehen können, es möchte hier im Gegensatz zu den übrigen Fällen die Abgabe der primären Knospen immer nach derselben Seite hin stattgefunden haben; für die andere mögliche Annahme, nämlich das sekundäre Verschwinden der einen Polypenreihe, ist absolut kein Beobachtungsgrund vorhanden. Wir fassen also die Achse als „Sichel-Sympodium“ auf. Die Spiralnatur beruht auf ungleichen Spannungsverhältnissen der Achse, sie ist in der Figur etwas übertrieben.

Ehe ich mich wieder der Betrachtung des thatsächlich vorliegenden räumlichen Gebildes zuwende, verweise ich noch auf Fig. 8, die schematisch einen ganzen Hydrallmaniastock, nach Herstellung des ursprünglich ebenen Verhaltens im oberen Teile, darstellt.

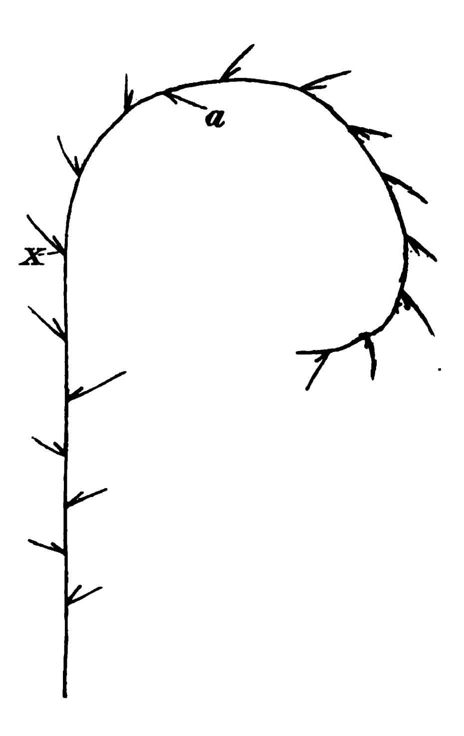


Fig. 8. Schema eines vollständigen Hydrallmaniastockes.

Da der junge Stock biseriale, der ältere Stockteil uniseriale Zweig- (und Hydranthen)anordnung zeigt, so fragt es sich, welche der beiden unteren Reihen die einzige obere bildet. Die Frage ist nicht so bedeutungslos, wie sie vielleicht erscheint, da ja wegen der Neigung der Hydrotheken der junge Stock hier Dorsoventralität, also eine nur spiegelbildliche Gleichheit rechter und linker Seite zeigt. Ich nenne vorn diejenige Fläche des jungen Stockes, nach welcher sich die Hydrotheken hinwenden, dann gilt die Regel: die uniseriale obere Reihe der Hy-

dranthen wird stets gebildet von derjenigen der beiden unteren, die den obersten Polypen (oder Seitenzweig) am ungedrehten Stamm erzeugte; sie beginnt mit der sichelartigen Knospung, und zwar dreht sich im ersten Beginne letzterer der Hauptstamm stets nach hinten. Am Schema 7 hat die linke Seite den letzten normalen Hydranthen erzeugt, also ist jetzt die linke Seite bevorzugt; den nächst höheren Seitenzweig (x) muß man sich unter der Papierebene gelegen denken.

Die Sichelanordnung wird streng gefestigt erst im obersten Stockteil, an der Mittelregion kommt bisweilen — also an der Spirale — ein Rückschlag in den primären Sertularellatypus vor, so in der Figur bei *a*.

Hat die linke Seite des jugendlichen Stockes den weiteren Aufbau übernommen, so steigt die Wendeltreppe im Sinne des Uhrzeigers an, sonst umgekehrt; es folgt dies geometrisch.

Kurz sei bemerkt, daß die Drehung der Seitensystemebenen gegen die — ideale — Hauptstammebene sehr gering ist, bei weitem nicht so stark wie bei *Thujaria* etc., hierin ist also *Hydrallmania* primitiver.

3 Sachen sind es, die *Hydrallmania* besonders weit vom normalen Sertularellatypus entfernen: der Übergang des Fächelsympodiums in ein Sichelsympodium, die Spiraldrehung der Hauptachse und die Dorsoventralität. Trotzdem dürfen wir *Hydrallmania* wohl nicht aus dem Sertularellatypus entfernen.

Es sei erlaubt, zum Schlusse dieser Betrachtungen mit ein paar Worten einer Hypothese Ausdruck zu verleihen, was für einen Vorteil die Drehungen der 4 letzthin erwähnten Formen ihren Besitzern wohl bieten mögen. Sie scheinen mir mit der reichen Ausbildung des Seitenzweigsystems insofern im Zusammenhang zu stehen, als sie für dasselbe größeren Raum zur Entfaltung schaffen, als dies bei bewahrter Einebnigkeit möglich wäre. Bei der seltsamen Spiraldrehung der *Hydrallmania* aber konnte nur der Ausfall einer Personenserie der Verwirrung der Äste vorbeugen. Drehungen sind ja schon bei Sertularella ab und zu vorhanden und mögen im Daseinskampfe fixiert sein; für *Hydrallmania* müßte man das spontane, später gefestigte Auftreten sichelartiger Knospung annehmen; ob dasselbe in dieser Weise vorkommt, wissen wir nicht. Durch den Nachweis als Anpassung ist ja niemals etwas völlig erklärt.

D. Der Diphasiatypus.

Ich behandle diesen Knospungsmodus, welcher sich bei der gesamten Gattung *Diphasia* und bei *Sertularia* mit Ausnahme weniger oben erörterter Formen findet, für sich, obwohl ich ihn aus dem Sertularellatypus abzuleiten versuchen werde, da er in den paarig gegenständigen Hydranthen ein sehr scharfes, wenngleich äußerliches Kennzeichen besitzt.

Die normale Ausbildung des Typus, wie sie zu vörderst zu schildern sein wird, beobachtete ich an *Sertularia pumila* L. (Helgoland) und *Diphasia rosacea* L. (desgl.); ich glaube aus den Figuren schließen zu dürfen, daß er in ganz derselben Weise vorhanden ist bei *Sertularia operculata* (A.), *Thujaria*[1]) *pharmacopola* (A.) — nach ALLMAN — und bei *Sertularia fusca* JOHNSTON und *Diphasia pinaster* E. und S., et *tamarisca* L. nach HINCKS und wohl noch bei vielen anderen Formen, von denen für einen sicheren Schluß zu wenig dargestellt worden ist. — Als abweichende Formen werde ich die in Lesina von mir beobachteten Formen *Sertularia secunda* et *tubulosa* (MENEGH.) schildern.

Bei allen zum Diphasiatypus gehörigen Formen ist jeder Ast, d. h. jede Folge primärer Knospen, aus aufeinanderfolgenden Paaren gegenständiger Personen gebildet. Eine oberflächliche Betrachtung eines solchen Gebildes erweckt den Anschein einer einheitlichen Achse, die fortwachsend immer Paare von Hydranthen erzeugt, den Anschein eines racemösen Systems. Ich glaube jedoch die Verhältnisse ungezwungen anders erklären zu können.

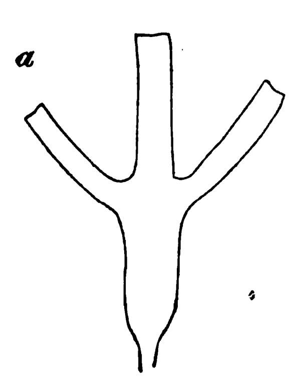
Bevor ich diesen Versuch unternehme, verweise ich auf Fig. 9, welche den „Vegetationspunkt" von Sertulariaformen in zwei aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien wiedergiebt. In Fig. *a* wird das oberste Stammende von einer Röhre gebildet, in Fig. *b* hat sich diese Röhre dreigeteilt, oder ist, bei anderer Auffassung, nach Abgabe zweier Hydranthen weitergewachsen.

Gegen die Auffassung des vorliegenden Gebildes als eines racemösen Systems scheint mir nun vor allem anderen geltend gemacht werden zu müssen, daß das Ende desselben nie von einem Hydranthen eingenommen wird — wie es nach WEISMANN bei den *Tubulariden* der Fall ist —, dagegen hat das in *a* dargestellte

---

1) Die ALLMAN'sche Gattung *Thujaria* deckt sich nicht mit der FLEMMING'schen.

Gebilde die Eigenschaften eines Hydranthenstieles, es sieht nicht anders aus als die vorgeschrittene Knospenlage einer *Obelia*, wie sie in Fig. 1 schematisch dargestellt ist. Ich bin also der Ansicht, daß sich das fragliche Achsenende der Fig. 9 *a* neu durch Knospung aus einer vorhandenen Person entwickelt hat, daß es nicht die Fortsetzung eines bereits vorhandenen Gebildes ist. Aus welcher Person ist es aber hervorgeknospt, es stehen ja 2 gleichwertige Personen unter ihm? Folgende Erklärung halte ich für die plausibelste: von den Personen *a* und



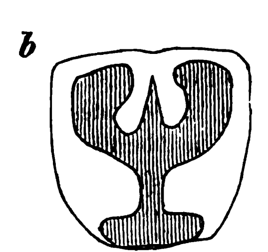


Fig. 9. *a Sertularia secunda.* *b S. pumila* (nach Kirchenpauer).

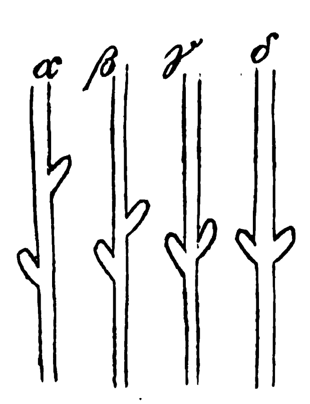


Fig. 10. Die Ableitung des Diphasiatypus aus dem Sertularellatypus.

b im Schema 10 *δ* mag man *a* oder *b* als die ältere ansehen, jedenfalls muß man beider Alter für ursprünglich — phylogenetisch — verschiedenartig halten: sie knospen auseinander hervor wie die ja auch schon paarweise vereinten Personen der Sertularia cupressina etc. Es ist nun im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der Stiel der jüngeren Person reduziert, ferner aber ist die Entstehung der von letzterer erzeugten primären Knospe örtlich und zeitlich mit der ihrigen vereint worden. Fig. 10 zeigt schematisch, wie ich mir diesen Prozeß denke.

Jedes sogenannte Achsenglied ist also der Stiel derjenigen beider über ihm befindlichen Personen, welche als jüngere ge-

dacht wird — thatsächlich ist ja ihr Köpfchen gleichaltrig mit dem hier allein die Person darstellenden Köpfchen ihrer Nebenperson (= Tochterperson), wie auch gleichaltrig mit dem Stiel ihrer Enkelperson. (Es sind gleichaltrig durch Verwischung des ursprünglichen Verhaltens: Köpfchen von *a*, ganze Person *b*, Stiel von *c*.) Es folgt aus vorigem, daß das fragliche Gebilde der Fig. 9 *a* der Stiel einer neu entstehenden Person ist.

Aus diesen allgemeinen, soeben dargelegten Gründen würden wir, denke ich, die Entstehung des Diphasiatypus aus dem der *Sertularella* — für die primäre Knospenfolge — schon behaupten können. Nun führen uns aber außerdem die Formen des Cupressinasubtypus in ihren am meisten peripher gelegenen Teilen — den Seitenzweigen höchster Ordnung — den Übergang einer Knospungsart in die andere oft direkt vor Augen. Ebenso finde ich in KIRCHENPAUER's „neuen Sertulariden" als *Dynamena marginata* eine Form abgebildet, bei welcher die primäre Knospenfolge am Hauptstamm nach dem Typus der *Sertularella*, am Seitensystem nach dem Typus der *Diphasia* uns vor Augen tritt.

Ich halte einen Zweifel an der Ableitung des einen Typus vom anderen daher nicht für berechtigt.

Wir haben uns sehr lange bei den primären, für den gesamten Diphasiatypus geltenden Knospungserscheinungen aufgehalten. Bei Erörterung der normalen Sekundärsprossungen, die sich w. g. mit Ausnahme der *S. secunda* et *tubulosa* stets verwirklicht finden, können wir uns kürzer fassen.

Die Blastostyle sind der Stellung nach Sekundärknospen. Alle sekundären Gebilde stehen wie beim Cupressinatypus also vis-à-vis der Abgangsstelle der Primärknospe. Stets ist nur ein sekundäres Gebilde vorhanden. Energieverschiedenheiten giebt es absolut nicht. Es können also Seitenzweige vis-à-vis entspringen, oder ein Blastostyl gegenüber einem Seitenzweig etc. etc. Bei dem auf Helgoland gesammelten Material der *S. pumila* beobachtete ich allerdings Bevorzugungen einer Seite des Stockes — rechts oder links — hinsichtlich der Blastostylbildung, sowie auch gleichgerichtete Neigung (nach vorn oder hinten) derselben; ich bin geneigt, diese Thatsache auf Rechnung äußerer Umstände zu setzen (s. u.).

Zum Schluß sei erwähnt, daß namentlich bei *Diphasia* die soeben angedeutete Störung der Einebnigkeit durch die Gonangienrichtung nicht selten ist, ja daß auch der Ursprungsort letzterer oft ein wenig nach vorn oder hinten verschoben ist. Wir fanden ähnliches häufig. — Sekundäre Drehung der Seitenzweige nahe

ihrem Ursprung ist bei *Sertularia pumila* nicht selten, sie bildet aber keinen Bestandteil des Wachstumsgesetzes dieser Art, ist vielmehr ebenso regellos wie bei *Sertularella*.

Bei *Sertularia secunda* verhält sich, wie gesagt, das primäre Knospensystem in der typischen Weise, mit der interessanten Abweichung jedoch, daß am Beginn der Seitenzweige die Knospenfolge häufig durchaus wie bei *Sertularella* ist. Wenn vorhanden, kann diese Thatsache als gutes Merkmal für die, wie wir gleich sehen werden, sonst schwierige Unterscheidung von Hauptstamm und Seitenzweig verwendet werden.

Ich wende mich jetzt zu einer kurzen Erörterung der durchaus anormalen sekundären Knospungen, wobei ich vorausschicke, daß ich auf Deutungsversuche derselben verzichten werde, um so mehr, als mir nur wenig Material zur Verfügung stand, und außerdem die Form so zart und biegsam ist, daß man sich über die Ebenenverhältnisse nur schwer Klarheit verschaffen kann. Alles, was ich über diese sagen werde, ist daher mit Reserve ausgesprochen.

Die sekundäre Knospe wird unmittelbar über der scheinbaren Trifurkationsstelle von der scheinbaren weiterwachsenden Achse — dem Stiel der nächsten Primärknospe — abgegeben und zwar nach vorn oder hinten; die Einebnigkeit wird also prinzipiell gestört. Die primäre Verzweigungsebene des Seitenzweiges scheint nun, wie bei *Obelia geniculata,* so zu liegen, daß ihre Schnittlinie mit der Ebene des Hauptstammes, der Lateralrichtung des abgebenden und des abgegebenen Systems entspricht. Die Seitenzweige bilden mit dem Hauptstamm (nach oben zu) einen sehr kleinen Winkel; da sie nun ferner sich sekundär, mit Beibehaltung ihrer Ebene, nach rechts oder links wenden, so kommt auf diese Weise eine scheinbare Einebnigkeit des Ganzen zustande, die aber nicht ursprünglich ist.

Dieses Wenige mag über die interessante Form genügen. Gonangien standen mir nicht zur Verfügung.

In anderer Weise vom Typus abweichend verhält sich *Sertularia tubulosa*: so standen mir von dieser Form zwei ausgebildete Stöcke und etwa ein halbes Dutzend junger, nur aus dem Hauptast bestehender Stöckchen zur Verfügung. HELLER's Abbildung stimmt mit meinen Befunden überein.

Die primären Knospenfolgen zeigen sämtlich den Typus. Über die jungen, nur aus einer solchen bestehenden Stöcke ist daher nichts weiter zu sagen. Die älteren Cormen zeigen folgenden Habitus: an Stelle jedes zweiten (unten) oder dritten (oben)

Personenpaares verläßt ein Seitenzweigpaar — an diesem wurde Verzweigung höherer Ordnung nicht beobachtet — den Hauptstamm.

Zwar stehen mir keine direkten cormogenetischen Beobachtungen darüber zu Gebote, es scheint mir aber die Annahme, namentlich in Hinsicht auf die jungen Stöcke nicht von der Hand gewiesen werden zu können, daß ursprünglich primäre Knospen hier zu sekundären auswachsen, deren Rolle übernehmend. Die mögliche Deutung, es sei die erste nach oben gewandte Person des Seitenzweiges die ursprüngliche primäre Knospe, ihr vis-à-vis, die erste untere Seitenzweigperson, die eigentliche sekundäre, scheint mir etwas sehr künstlich. Strenge Durchführung des Sertularellaprinzips würde zu dieser Deutung führen.

Blastostyle waren nicht vorhanden.

Wir sind mit der Besprechnng des Diphasiatypus und damit mit der Erörterung einer ganzen in sich geschlossenen Reihe von Typen der Knospenbildung am Ende. Allgemeines auf den Schlußteil versparend, hebe ich jetzt nochmals das Hauptresultat unserer letzten Betrachtungen hervor:

Der Diphasiatypus ist aus dem Sertularellatypus durch zeitliche und örtliche Knospungsverschiebungen hervorgegangen.

Den Schluß unserer speziellen Betrachtungen über die Tektonik der Campanulariden- und Sertularidenstöcke mag eine Form bilden, welche, obwohl bisher stets einer der im vorstehenden erörterten Gattungen beigezählt, eine ganz isolierte und in mehr als einer Beziehung merkwürdige Stellung hinsichtlich ihrer Personenanordnung darbietet, es ist dies

Campanularia verticillata L.
(Material aus Helgoland.)

Bei oberflächlicher Betrachtung stellt sich diese Form als eine Röhrenkombination, als ein sogenannter zusammengesetzter Stamm dar, an welchem annähernd quirlig die Hydranthen, und bei fertilen Exemplaren zwischen den Hydranthenquirlen solche von Gonangien entspringen. Der Hauptstamm giebt ziemlich zahlreiche Seitenäste ab, welche in ihrer Verteilung keine Regelmäßigkeit zeigen, wennschon bisweilen, wohl durch äußere Einflüsse bedingt, eine

Neigung zur Einebnigkeit nicht zu verkennen ist. Die Seitenäste zeigen denselben Bau wie der Hauptstamm.

Der Gedanke, es möchten hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei dem zusammengesetzten Stamm der *Obelia gelatinosa* etc., wird schon bei Erwägung der Quirlstellung der Hydranthen bald fallen gelassen werden; in der That sind die Verhältnisse hier ganz andere.

Querschnitte und Präparationen mit Nadeln lehren uns, daß der Hauptstamm — um ihn zuerst zu betrachten — aus 6—7 gleichwertigen Röhren besteht, welche sämtlich Polypen abgeben. Ich habe niemals eine Kommunikation dieser Röhren entdecken können, nur durch Verkittung ihres Perisarks sind sie vereint. Es würde nun sehr seltsam erscheinen, daß diese organisch nicht verbundenen Röhren stets gleichzeitig — daher der Quirl — Personen abgeben, wenn sich nicht bei einiger Überlegung, sowie auch bei Betrachtung der Stammspitze herausstellen würde, daß hier wie sonst jede Röhre ein Sympodium ist. In diesem Falle ist eben die scheinbare Quirlstellung einfach in der gleichen Normalgröße aller Personen (Stiel + Kopf) begründet.

Haben wir somit einen Campanularidencharakter bei unserer Form entdeckt, so tritt uns beim Nachweis des Sympodiums als einer Sichel gleich wieder eine große Kluft zwischen ihr und ihren Gattungsgenossen entgegen. Genannter Nachweis ergiebt sich ohne weiteres, besonders bei Betrachtung des Stammendes.

Der Hauptstamm der *Campanularia verticillata* ist also ein Komplex von Sichelsympodien, die ihre personentragende Seite sämtlich centrifugal wenden.

Diese Erkenntnis wird uns schon a priori vermuten lassen, daß fundamental different vom Obeliatypus auch die Seitenzweig-, d. h. Sekundärknospenbildung nicht sein werde, und ich glaube mit Recht die Auffassung verstreten zu dürfen, daß die Bildung der Seitenzweige so vor sich geht, daß ein Teil der Hydranthen eines Quirles, und zwar meist 5, etwas unterhalb und vis-à-vis der primären Knospen, welche er erzeugt, je eine sekundäre Knospe abgiebt — ihr Ursprungsort liegt also außen an der Peripherie des Ganzen, derjenige der Primärknospen innen — und daß die so gebildeten Personen, gleiche Wachstumsrichtung einnehmend und verwachsend, die Grundlage für den Seitenzweig erster Ordnung bilden. — Eine etwaige Verschmelzung oder Gabelung der Röhren des Seitenastes habe ich ebensowenig wie am Hauptstamm

beobachtet, wage aber, trotz der Unwahrscheinlichkeit solchen Vorkommnisses, nicht, seine Existenz direkt in Abrede zu stellen.

Fig. 11 stellt schematisch die Knospungsverhältnisse unserer Form dar; der Hauptstammcylinder ist dabei aufgerollt gedacht. Fig. 12 soll die Lage der beiden Knospen zu ihrer Mutterknospe veranschaulichen.

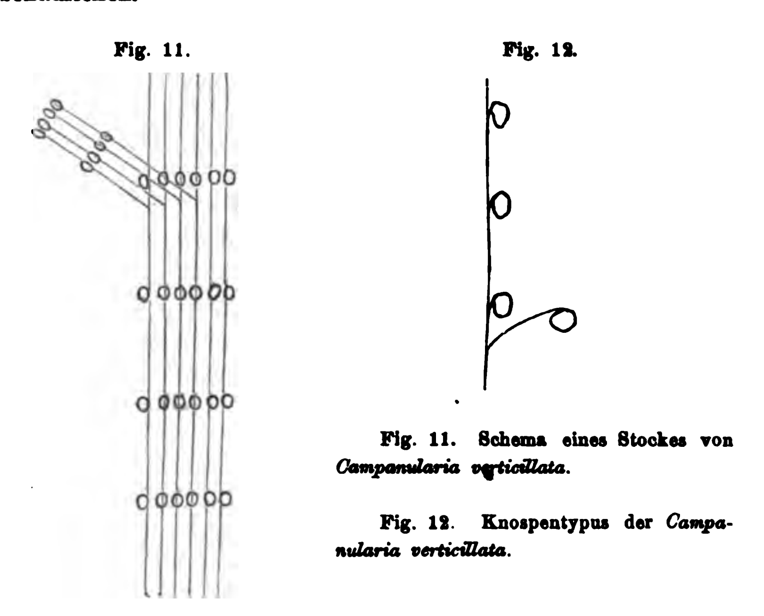


Fig. 11. Schema eines Stockes von *Campanularia verticillata*.

Fig. 12. Knospentypus der *Campanularia verticillata*.

Die Gonangien, wie gesagt, stehen quirlig zwischen zwei Hydranthenquirlen. Wir werden, nachdem wir im vorhergehenden eine wenn auch nicht vollständige Analogie der Sekundärknospenbildung unserer Art mit dem Obeliatypus erkannt, nicht fehlgehen, eine solche auch hier zu postulieren: wir fassen demnach die Blastostyle als sekundäre Knospen auf — jeder Gonangienquirl gehört also zum oberen Hydranthenquirl — die sich nur dadurch von den normalen unterscheiden, daß sie ihre ursprüngliche Wachstumsrichtung nicht aufgegeben haben.

Eine nochmalige Zusammenfassung des über *Campanularia verticillata* Gesagten ist wohl unnötig.

Unsere speziellen Betrachtungen sind beendet. Dieses Ende fällt nicht zusammen mit einer Erschöpfung alles dessen, was sich über Campanulariden- und Sertularidentektonik sagen ließe. Viele Gattungen habe ich nicht untersucht, da sie mir nicht zur Ver-

fügung standen — so namentlich manche interessante Formen des Challenger — viele Arten der studierten Gattungen habe ich nicht berücksichtigt, und endlich werde ich wohl bei den untersuchten Formen selbst eine Reihe interessanter Verhältnisse außer Acht gelassen, andere irrig aufgefaßt haben. Immerhin glaube ich durch das Ausgeführte einen kleinen Einblick in die große Mannigfaltigkeit der Hydroidentektonik gewonnen zu haben; wie weit dieser Einblick reicht, welches die allgemeineren Ergebnisse unserer Betrachtungen sind, sei mir gestattet, jetzt noch in kurzem auszuführen.

Allgemeiner Teil.

In diesem Abschnitte beabsichtige ich zunächst einiges über den Unterschied äußerer und innerer Bildungsursachen sowie über die Grunderscheinungen der Hydroidenstockentwickelung zu sagen. Sodann werde ich die verschiedenen Arten der Knospenbildung unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen und von einander abzuleiten versuchen, welchem Versuche sich einige phylogenetische Betrachtungen anreihen werden.

I. Die Prinzipien der Stockbildung bei den Sertulariden und Campanularien.

Bereits in der Einleitung machte ich darauf aufmerksam, wie interessant gerade die Stockbildung sei für eine Analyse der bei morphologischer Entwickelung in Betracht kommenden Vorgänge, das ererbte Wachstumsgesetz der Art und seine Modifikationen durch die Außenwelt. Es liegt das begründet in der Einfachheit der Beziehungen der konstituierenden Einheiten — Personen — zu einander. Welcher Art diese sind, in welchen Bahnen sich das Wachstumsgesetz der Polypen im allgemeinen bewegt, sei zuerst erörtert; aphoristisch, wie überhaupt dieser Abschnitt nicht mehr als eine Skizze sein soll und kann.

Ich glaube im wesentlichen fünf immer wiederkehrende Erscheinungskomplexe in den Wachstumsordnungen der untersuchten Formen erkennen zu können; das erste ist die Lokalisation der Knospungsstellen an der Person: die sekundäre Knospe der *Sertularella* steht stets gegenüber der primären etc., dies ist genugsam erörtert.

Das zweite ist die ungleiche Verteilung der Knospungsenergie: allemal die n[te] Person erzeugt nur primäre

Knospen, die $n+a^{te}$ auch sekundäre u. s. w. Auch hierüber ist manches gesagt; wir sahen am Beispiel der *Sertularia abietina* und anderen, wie dieses Prinzip zur Bildung der Stockmetameren oder funktionellen Cormidien führte. Es gehört hierher ferner jener Gegensatz, der sich bei den Formen des Cupressinatypus zwischen Hauptstamm und Seitensystemen ausgeprägt hat. Dieses Gesetz ist stets kombiniert mit dem ersten.

Ein drittes Prinzip des Stockwachsens erkennen wir in Lageveränderungen komplexer Gebilde: hierher die Drehungen der Seitenzweige erster Ordnung, denen wir beim Cupressinatypus begegneten, hierher vielleicht *Thujaria thuja*. (*Hydrallmania* gehört wohl nicht hierher, denn hier beginnt die Spiraldrehung des Hauptstammes nicht nach seiner Bildung, sondern während derselben; ich möchte die Erscheinung lieber lediglich als Äußerung der beiden ersten Gesetze und des fünften ansehen.) Faltung, welche das Verständnis der Personenontogenie so sehr kompliziert, tritt, dort wohl bedingt durch die Hohlkugelgestalt des Ausgangspunktes, hier niemals auf. Ihrem Ausbleiben ist der beim Stocke nie getrübte Einblick in den genetischen Zusammenhang der bildenden Einheiten wohl wesentlich zu danken.

Als viertes Gesetz möchte ich die Einbeziehung von Personenbestandteilen ins gemeinsame Interesse bezeichnen, ein Faktor, der die Erkenntnis der Personengrenzen häufig erschweren kann. Den Stielen jeder zweiten Person — nach unserer Deutung — beim Diphasiatypus ist es so ergangen. (Ich weise hier auf die Dislokation der Organe bei Siphonophoren hin.)

Endlich betrachten wir das oft schon erwähnte biogenetische Gesetz für Stöcke, wenn man will, ein Spezialfall des zweiten Gesetzes. Auf dieses wollen wir etwas näher eingehen. Wir sahen an jungen Stöcken von *Sertularia cupressina* und *argentea* die Drehung der Seitenzweige noch fehlen; erst an ausgewachsenen Stöcken ist sie überall aufgetreten: dies ist ein Fall des biogenetischen Grundgesetzes der allgemeinen Form. Der Stock durchläuft die Stadien seiner Vorfahren ontogenetisch: dieselben Zweige, die anfangs ungedreht sind, drehen sich später. Anders bei *Hydrallmania*, bei *Sertularia cupressina* bezüglich der Diphasiaanordnung, bei *Sertularia secunda* etc.; erstere, besonders typisch, diene als Beispiel. Das Wachstumsgesetz ist hier anfangs das der Vorfahren; der nach diesem (secundum hanc legem) entstandene Personenkomplex nimmt nun aber nicht eine andere Gestaltung an, sondern die Neu-

bildungen erfolgen nach einem anderen Wachstumsgesetz. Es folgt daraus, daß der vollendete Stock uns gleichzeitig seine phylogenetischen Entwickelungsstadien zeigt; im gewöhnlichen Falle des biogenetischen Gesetzes zeigt er sie uns nacheinander. Die speziellen Verhältnisse sind oben hinreichend besprochen. Die hierher gehörigen Fälle sind mit der Succession verschiedenartiger Blattformen an Pflanzen vielleicht ohne weiteres zu vergleichen (Eucalyptus, Thuja etc.). Verschiedene Dinge dürfen nicht gleich benannt werden, ich habe daher für die fragliche Erscheinungsreihe den Namen biogenetisches Gesetz für Stöcke, oder cormogenetisches Gesetz provisorisch in Anwendung gebracht. Ich wiederhole nochmals, daß die ungedrehten Jugendformen des Cupressinatypus hiermit nichts zu thun haben.

Die erörterten Faktoren bilden zusammen das Wachstumsgesetz des Hydroidenstockes. Für jede Spezies giebt es eine Summe von Entwickelungsmöglichkeiten, durch die Qualität der verschiedenen Kategorien von Faktoren bedingt. Den Habitus des realen Polypenstockes jedoch werden äußere Ursachen bedingen, durch Veranlassung der Entfaltung des potentiell Gegebenen.

Ich habe bis jetzt in dieser Richtung keine Untersuchungen angestellt, möchte jedoch durch kurze Anführung folgender Thatsachen die Aufmerksamkeit auf die bisher meines Wissens noch nie untersuchten Fragen hinlenken, ob Licht und Strömung auf die Ausbildung der Stöcke bestimmend wirkt, ob dieselben heliotropische und geotropische Eigenschaften zeigen, ob wir Kontaktreize — Stolonen, Lafoëa etc. — bei ihnen antreffen etc. etc. Ich glaube nicht, von vornherein auf solche Dinge bezüglichen Untersuchungen Aussicht auf Erfolg absprechen zu dürfen.

Die wenigen ökologischen Punkte, auf die ich hinweisen möchte, sind folgende. Bei *Sertularia pumila* und *Campanularia angulata* beobachtete ich außerordentlich häufig eine gleiche Richtung der Ebenen einer Anzahl am selben Orte wachsenden Stöcke; bei ersterer Form ferner waren sehr oft die Gonangien sämtlich nur auf einer Seite des Stockes ausgebildet und auch nach derselben Seite — aus der Stockebene heraus — geneigt. Über die schon durch die erste sekundäre Knospe bedingte Polarität der *Hydrallmania* ist gesprochen; welche Ursache veranlaßt sie? Leicht könnte ich die Zahl solcher Beispiele vermehren; als Hinweis auf die Frage genügt das Gesagte.

II. Die Beziehungen der Knospungsgesetze der Sertulariden und Campanularien untereinander und ihre phylogenetische Bedeutung.

Wir sehen in diesem Abschnitte von *Campanularia verticillata* ab. Diese Form weicht derart von ihren Gattungsgenossen ab, daß man sein Verwundern nicht unterdrücken kann, wie sie zum Namen *Campanularia* gekommen ist. In diesem Falle können wir, wie hinreichend erörtert, jede Art primärer Knospenbildung auf diejenige des Obeliatypus zurückführen: auf ein Fächelsympodium. *Diphasia* zeigt das abgeleitete Verhalten, *Campanularia*, *Halecium* und *Sertularella* — alles im weitesten Sinne — das primitive. Dieser Schluß muß zunächst ohne Rücksicht auf Phylogenie unbedingt zugegeben werden.

Was die sekundäre Knospung angeht, so werden wir sie dort für besonders ursprünglich halten dürfen, wo ihre Lokalisation am indifferentesten ist; das ich — von den Blastostylen sehen wir ab — beim Obeliatypus und einigen Haleciumarten der Fall. Die sekundäre Knospe, oder mehrere, entspringt hier beliebig [1]) vorn oder hinten an ihrer Mutterknospe, von streng geometrischer Verteilung noch keine Spur. Diese tritt bei *Sertularella* auf, und damit der streng einebnige Habitus der Formen. Die Entstehung dieser Sachlage aus dem Obeliatypus könnte man sich wohl vorstellen.

Nun wird das Wachstumsgesetz immer schärfer ausgeprägt, der Spielraum der Variabilität immer geringer: Energieverteilung und Drehungen treten auf; so entsteht der Cupressinatypus und seine Derivate.

Ich glaube nun nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen soeben rein abstrakt erörterten Ähnlichkeiten eine reale Basis zu geben versuche. Wie die Knospungstypen geometrisch voneinander derivieren, so stammen ihre Träger voneinander ab; zumal in denjenigen Fällen, in welchen uns eine der Modifikationen des biogenetischen Gesetzes entgegentritt, ist dieser Schluß nicht zu umgehen. Ich sehe aber, abgesehen davon, nicht ein, wie wir ohne Annahme einer Blutsverwandtschaft die große Ähnlichkeit in den

---

1) Die Abweichung um 90° ist ja durchaus nicht geometrisch korrekt.

tektonischen Gesetzen auch der anderen Formen zu erklären versuchen könnten.

Ich setze mich durch diese Annahme in Gegensatz zu jener anderen, welche die Sertulariden (und mit ihnen die Plumularien) für Formen erklärt, in deren Entwickelungscyklus freie Medusen nie existiert haben, während sie das Fehlen freier Medusen bei Campanularien stets für sekundär erklärt. Ohne auf eine nähere Vergleichung beider Ansichten einzugehen, weise ich nur auf zwei Punkte hin: einmal ist auch bei vielen Sporosacs der Campanularien jede medusoide Spur verwischt, und andererseits scheint nach Weismann bei *Plumularia halecioides* eine solche angedeutet zu sein.

Zum Schluß noch eine kurze Rekapitulation unserer Resultate:

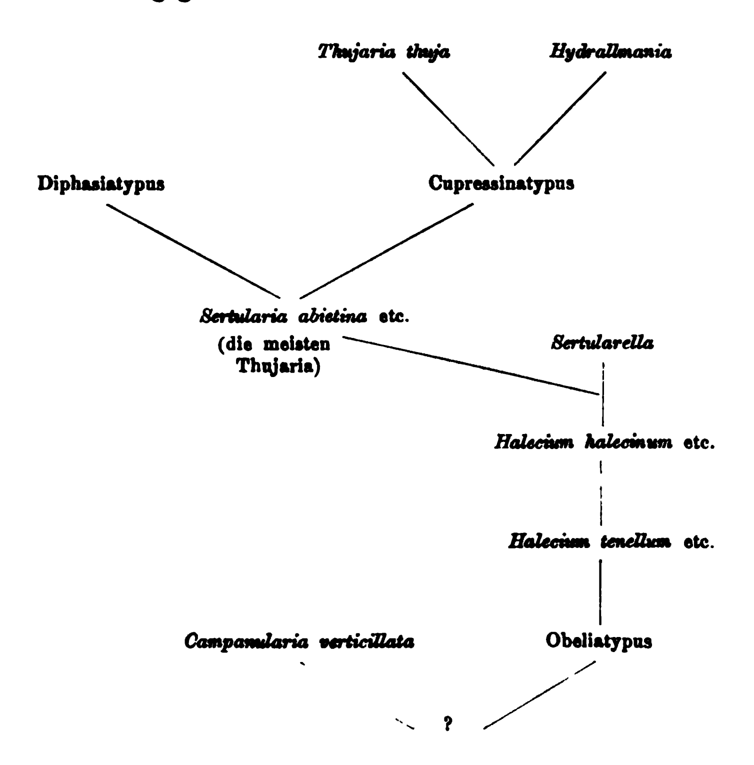
1. Die Campanularien- und Sertularienstöcke bilden sich nach bestimmten Wachstumsgesetzen.

2. Die Sertulariden stammen von Campanularien ab (s. Stammbaum S. 225).

Daß beide Sätze auch von den Plumularien gelten, werde ich in einer späteren Arbeit zu zeigen versuchen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. E. Haeckel und Herrn Prof. Dr. A. Lang, meinen innigen Dank auszusprechen für das rege Interesse, welches dieselben meinen Untersuchungen entgegenbrachten. Herrn Professor Haeckel bin ich außerdem zu großem Dank dafür verflichtet, daß er mir die reiche Hydroidensammlung des Zoologischen Museums zu Jena für meine Studien zur Verfügung stellte.

Stammbaum der Campanularien und Sertularien, gegründet auf ihre Tektonik.



Litteraturverzeichnis.

HINCKS, A History of the British Hydroid Zoophytes. 2 Vol. London 1868.

HELLER, Die Zoophyten und Echinodermen des adriatischen Meeres. Wien 1868.

KIRCHENPAUER, Neue Sertulariden. Dresden 1864.

—, Nordische Gattungen und Arten von Sertulariden. Hamburg 1884.

ALLMAN, A Monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids. 2 Vol. London 1871.

—, Report on the Hydroida dredged by H. M. S. Challenger. Part II. Report etc. Zoology. Vol. XXIII.

WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 623

Über das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel (Anodonta Cygnea Lam.).

Von

Dr. Walter M. Rankin
(aus dem zoologischen Institut zu München).

Hierzu Tafel VI bis VII.

Einleitung.

Im Jahre 1877 erschien eine Arbeit von GRIESBACH [1]), welche den erschöpfendsten Bericht über die Anatomie und Physiologie des BOJANUS'schen Organes der Teichmuschel enthält, der bis dahin erschienen war.

GRIESBACH giebt in einer geschichtlichen Einleitung eine Übersicht der Litteratur des Gegenstandes, schließt die Ergebnisse seiner eigenen Beobachtungen über den Bau des Organes an und bespricht schließlich seine physiologische und vergleichend-anatomische Bedeutung.

Von den Abhandlungen über Mollusken-Anatomie, welche seit dieser Zeit erschienen sind, hat sich keine besonders mit dem BOJANUS'schen Organ beschäftigt, und so kommt es, daß unsere Kenntnis von der Najadenniere bis heute wesentlich verblieben ist, wie sie GRIESBACH beschrieben hat.

Auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. R. HERTWIG habe ich die Untersuchung des BOJANUS'schen Organes der Teichmuschel zum Gegenstand einer besonderen Arbeit gemacht, und benütze ich hier die Gelegenheit zum Ausdrucke meines Dankes für die Anleitung und Beihilfe, welche er mir gegeben hat.

Eine erneute Untersuchung war in mehrfacher Hinsicht wünschenswert. Die Anatomie dieses Stammes der Evertebraten ist Gegenstand der Untersuchung und Besprechung während der letzten Jahre gewesen, besonders in Verbindung mit der Frage der Wasseraufnahme.

---

1) GRIESBACH, Über den Bau des BOJANUS'schen Organes der Teichmuschel. Archiv für Naturgeschichte. 43. Jahrgang. I. 1877.

Der Streit über diese Frage ist noch nicht entschieden, und obwohl die Mehrzahl der Meinungen dagegen ist, so ist doch die Existenz einer Wasseraufnahme durch die Niere nicht endgültig widerlegt.

Außerdem verdienten die histologischen Verhältnisse des BOJANUS'schen Organes eine genauere Darstellung, da seit GRIESBACH's Arbeit viele Fortschritte in dieser Abteilung der Mollusken-Anatomie gemacht worden sind.

Ein neues Interesse verleihen weiter die Forschungen GROBBEN's über die Natur des KEBER'schen rotbraunen Organes, dem nahe verwandten BOJANUS'schen Organe.

Daß die Beschreibung, welche GRIESBACH gegeben hat, nicht hinreichend genau ist, hat sich im Laufe meiner Forschungen gezeigt. Mit verbesserten Methoden sind natürlich genauere Resultate zu erreichen.

Es ist meine Aufgabe, in der folgenden Abhandlung das BOJANUS'sche Organ in der Anodonta cygnea Lam., zu beschreiben, mit Berücksichtigung desselben Organes im Unio Batavus Lam., wenn es nötig erscheint.

Ich werde etwas rasch über jene Punkte hinweggehen, welche bereits beschrieben worden sind, und werde mehr über jene ins einzelne mich verbreiten, wo ich nach meinen eigenen Beobachtungen finde, daß unsere Kenntnis noch mangelhaft ist.

Da keine befriedigende Abbildung der topographischen Anatomie der Anodonta existiert, habe ich es für zweckmäßig gehalten, eine solche zu geben (Fig. 1), um unter Berücksichtigung der übrigen Organe die richtige Lage des BOJANUS'schen Organes darzustellen.

Bei den Vorarbeiten für die Abbildung habe ich die Organe verschiedener Exemplare genau gemessen, einzeln gezeichnet und dann zu einem Gesamtbilde zusammenstellen lassen.

Litteratur.

Es ist nicht meine Absicht, einen vollständigen geschichtlichen Überblick über die Litteratur zu geben, da dies schon in ausführlicher Weise von GRIESBACH geschehen ist. Ein Verzeichnis der späteren Litteratur, welche sich vornehmlich mit der Frage

der Wasseraufnahme befaßt, ist von SCHIEMENZ [1]) in seiner Abhandlung über diese Frage gegeben.

Es wird gleichwohl passend sein, hier in Kürze die Hauptwerke zu erwähnen, welche einen Einfluß auf unsere gegenwärtige Kenntnis des BOJANUS'schen Organes gehabt haben.

Indem wir die früheren Beobachter der Anatomie der Mollusken übergehen, kommen wir zu RATHKE [2]), welcher im Jahre 1797 diesem Organ zuerst seine eigentliche physiologishe Funktion als Ausscheidungsorgan — entsprechend der Niere höherer Formen — zuschrieb. Diese Meinung fand späterhin manche Gegner, obgleich CUVIER, in seiner „Leçons d'anatomie comparée" RATHKE zustimmte.

Es war im Jahre 1819, daß der Brief von BOJANUS [3]) an CUVIER erschien, in welchem dieser Forscher seine Gründe gegen CUVIER's Meinung und seine eigene Theorie entwickelte, nach welcher es sich um Lungen handelte. Von seiner Beschreibung des Organes trägt letzteres den Namen. Obschon seine Beobachtungen nicht vollständig und seine Schlüsse falsch waren, ist er doch der erste, welcher genaue Abbildungen gegeben hat.

Die von BOJANUS versuchte physiologische Deutung fand wenig Anhänger, da die meisten Zoologen an der Annahme festhielten, daß es sich um eine Niere handle; seine Schilderung von dessen Bau dagegen blieb lang die herrschende, und man nahm an, daß die beiden „Lungen" geschlossene Säcke seien. GARNER [4]) war der erste, der das Vorhandensein einer Kommunikation zwischen der „Lunge" und dem Herzbeutel erwähnt. Er giebt eine etwas unvollkommene Abbildung der Nierenspritze und sagt: „BOJANUS was not aware of this internal opening or he would not have considered these organs to be lungs".

Im Jahre 1851 beschrieb KEBER [5]) sorgfältig diese Kommuni-

1) SCHIEMENZ, Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. Theil I. Mitt. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. 1884. cf. auch Teil II in Bd. VII. 1886—87.

2) RATHKE, Scripter af Naturhistorie-Selskabet. Kiöbnhavn 1797. Th. IV.

3) BOJANUS, Sendschreiben an den Herrn Chev. G. DE CUVIER. Isis 1819. Bd. 4.

4) GARNER, On the Anatomy of the Lamellibranchiate Conchifera. Zool. Transact. 1841. Vol. II.

5) KEBER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere. Königsberg 1851.

kation als seine eigene Entdeckung, ohne die Arbeit GARNER's, welche er nicht gekannt zu haben scheint, zu erwähnen. KEBER verdanken wir eine sorgfältigere Arbeit über das Organ als irgend eine, welche seit BOJANUS gebracht wurde.

Um diese Zeit, in den fünfziger Jahren, erschienen einige Beschreibungen des BOJANUS'schen Organes bei Unio und Anodonta.

VON RENGARTEN [1]) gab, im Jahre 1853, in seiner Arbeit über die Cirkulation, einen kurzen, aber guten Bericht dieses Organes und korrigierte einige der früheren Irrtümer.

LACAZE-DUTHIERS [2]) beschrieb in einem vergleichenden Studium des BOJANUS'schen Organes im Jahre 1855 das Organ in Unio und verweilt insbesondere bei der Nierenspritze, auf GARNER, nicht aber auf KEBER, von dessen Arbeit er wahrscheinlich nichts wußte, verweisend.

LANGER [3]) berücksichtigte, im Jahre 1856, in Verbindung mit dem Cirkulationssystem auch das BOJANUS'sche Organ und förderte einige neue Thatsachen zu Tage.

Endlich beschrieb VON HESSLING [4]), im Jahre 1859, in Kürze das Organ in der Perlmuschel.

Von dieser Zeit bis zum Erscheinen der Arbeit GRIESBACH's ist nichts Wichtiges in der Litteratur des BOJANUS'schen Organes zu berücksichtigen, ausgenommen eine Abhandlung von SABATIER [5]) über Mytilus, welche in demselben Jahre (1877) erschien.

Die Verdienste dieser Forscher werden bei der Beschreibung des Organes genauere Berücksichtigung finden.

Was in der Litteratur der Acephalen seit dem Jahre 1877 in Bezug auf das BOJANUS'sche Organ von Interesse ist, bezieht sich hauptsächlich auf die Frage der Wasseraufnahme.

Es ist hier nicht der Platz, diese Frage zu berücksichtigen. Die Forscher, welche sich mit ihr beschäftigten, geben die betreffende Litteratur.

---

1) VON RENGARTEN, De Anodontae vasor. syst. Dissertatio inauguralis. Dorpat 1853.

2) LACAZE-DUTHIERS, Mémoire sur l'organe de BOJANUS. Annales des Sc. naturelles. 4me Série. 1885. t. 4.

3) LANGER, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschrift der k. Akad. der Wissensch. Wien. Bd. VIII. 1854. XII. 1856.

4) VON HESSLING, Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.

5) SABATIER, Anatomie de la Moule commune. Annales des Sc. naturelles. 6me Série. t. 5. 1877.

Von anderen Arbeiten über die Acephalen dürfte diejenige von GROBBEN [1]) über die Pericardialdrüse erwähnt werden, da, seiner Meinung nach, eine funktionelle Übereinstimmung des rotbraunen Organes mit der Niere existiert.

Im Gebiet der Histologie der Acephalen sind einige Abhandlungen von Interesse, da sie Beihilfe zum Verständnis der histologischen Beschaffenheit des BOJANUS'schen Organes geben.

Von diesen heben wir BROCK [2]), APÁTHY [3]) und ROULE [4]) hervor.

Bei der Beschreibung des BOJANUS'schen Organes berücksichtige ich zunächst seine Lage, Größe und Gestalt, gehe dann auf die anatomische Beschreibung seiner einzelnen Teile und zum Schlusse auf die histologische Struktur ein.

Allgemeine Betrachtungen.

Wenn man von einer ausgebildeten Anodonta (mit einer Länge von etwa 120 mm) die rechte Schale entfernt und das Tier an der anderen Schale befestigt läßt, kann man eine allgemeine Vorstellung der Lage und Größe des betreffenden Organes bekommen, ohne daß eine Verkürzung stattfindet (s. Fig. 1 u. 2).

Auf der Rückenseite des Körpers sieht man das noch pulsierende Herz, im Herzbeutel eingeschlossen. Dieser Raum beginnt vorn, umgeben von dem sog. KEBER'schen rotbraunen Organ, und dehnt sich rückwärts, in der Breite zunehmend, aus, bis er kurz vor dem hinteren Schließmuskel aufhört.

In der etwas dreieckigen Strecke zwischen dem Herzbeutel und dem Schließmuskel liegt das auffallend dunkelbraune Gewebe des BOJANUS'schen Organes, welches an dieser Stelle nur von sehr dünnen Seitenwänden umgeben ist. Die Basis dieses dreieckigen

---

1) GROBBEN, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arbeiten aus dem Zool. Inst. zu Wien. Tom. VII. 1888.

2) BROCK, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39. 1883.

3) APÁTHY, Studien über die Histiologie der Najaden. Biol. Centralblatt Bd. VII. Ein Bericht aus den Naturh. Abhandl. der Ungar Akad. Bd. 14. 1885.

4) ROULE, Recherches histologiques sur les Mollusques lamellibranches. Journal de l'Anatomie. 3me Année 1877.

Abschnittes oder Kolbens, wie er genannt wird, streckt sich ein wenig unter dem Schließmukel und mißt etwa 17 mm Länge bei 10 mm Höhe.

Mitten im Gewebe des Organes kann man, durch die halbdurchsichtigen Wände, den Rückziehmuskel des Fußes sehen, welcher sich nach oben und nach hinten unmittelbar hinter dem Herzbeutel bis an seine Insertionsstelle erstreckt.

Wenn wir nun den Mantellappen und die Kiemen zurücklegen, können wir die Basis des Organes sehen, welche der Seite des Körpers entlang läuft und an der Stelle, wo der obere Rand der Kiemen freihängt, sichtbar geworden ist.

Trennen wir die Kiemen unter dem hinteren Schließmuskel von einander, so werden wir sehen, daß das Organ sich an der Unterseite des Schließmuskels hin erstreckt, bis es unmittelbar vor den Visceralganglien aufhört.

Etwa 3 oder 4 mm von dem Punkte, wo der freie obere Rand der inneren Kiemenlamellen mit der Körperwand verschmilzt, liegen die äußeren Öffnungen des Organes.

Diese Öffnungen bezeichnen ungefähr das vordere Ende des Organes, und von diesem Punkte, bis zu jenem unter dem Schließmuskel, ist eine Strecke von etwa 40 mm, ungefähr ein Drittel der ganzen Länge des Tieres.

Um das Organ von der dorsalen Seite aus betrachten zu können, muß man die Pericardialwände abschneiden und das Herz und den Mastdarm entfernen. Die ganze Oberfläche des Bojanusschen Organes liegt sodann frei, und es zeigt sich, daß der Boden des Herzbeutels zu gleicher Zeit die Decke des Organes bildet, welches in seiner ganzen Länge entweder unter oder hinter dem Herzbeutel liegt.

Am Boden des Herzbeutels sieht man einen hellen Strich. Dieser ist derjenige Teil des Sinus venosus, welcher sich etwa 10 mm hinter dem vorderen Ende des Beutels von unten aufbiegt, und in der Mitte des Bodens, bis gegen das hintere Ende zu, verläuft.

Um nach dieser vorläufigen Orientierung einen allgemeinen Einblick in das Innere des Organes zu bekommen, müssen wir den Boden des Herzbeutels durchschneiden.

Ist dies an der Seite des Sinus venosus geschehen, dann kommen wir sofort in den oberen Abschnitt des Organes, den sog. oberen Schenkel.

Bei Wegnahme seines Daches wird er in seiner ganzen Länge

bloßgelegt, und wir sehen, daß die oberen Schenkel beider Organe zusammenhängen und eine einheitliche Röhre bilden, bis der Sinus venosus sich dazwischen schiebt. Von da laufen sie getrennt, je einer auf beiden Seiten des Sinus, bis sie endlich in den hinteren Kolben übergehen.

Am vorderen Ende der oberen Schenkel sieht man die zwei inneren Öffnungen der Ausführungsgänge oder Uretern, vermittelst welcher das Lumen des Organes mit dem umgebenden Wasser in Verbindung steht.

Zur Seite dieser Gänge wird man im dunklen Gewebe die helleren Wände der Nierenspritzen sehen, deren Mündungen im Herzbeutel am vorderen Ende seines Bodens liegen.

Wenn wir nun die Scheidewand zwischen den oberen Schenkeln und den darunter liegenden Abschnitten, in welchen die Nierenspritzen sich öffnen, aufschneiden, kommen wir zu den sog. unteren Schenkeln, welche von den oberen Schenkeln bedeckt und teilweise umschlossen sind.

Die Hohlräume dieser Teile sind umfangreicher als die der oberen Schenkel, aber anstatt einfache Kanäle zu zeigen, sind die Wände mit Falten versehen, welche in die Hohlräume hineinragen.

Die beiden unteren Schenkel sind durch den Sinus venosus vollkommen getrennt. Nach hinten gehen sie in den oberen Schenkel über.

Unter dem Sinus venosus, in der lockeren Bindegewebsbrücke, zwischen den unteren Schenkeln, laufen die zwei Cerebro-visceralkommissuren.

Bevor ich mich zu einem genaueren Studium der einzelnen Teile des Organes wende, trage ich in Kürze vor, welche Auffassung frühere Beobachter von dem Organ gehabt haben, und zu gleicher Zeit versuche ich die Terminologie, die ich benützen werde, festzustellen.

Bojanus [1]) hielt das Organ bekanntlich für ein Atmungsorgan. Die unteren Schläuche nannte er Lungen. Die oberen dagegen dienten nach ihm, die Lungen mit dem durch die „Atemlöcher" aufgenommenen Wasser feucht zu erhalten. Diese nannte er „Lungenfächer".

Die Bedeutung des Sinus venosus als Blutbahn hat er richtig erfaßt.

1) Bojanus, l. c. pag. 46, 47.

KEBER [1]) gab dem Organ eine neue Deutung, indem er es für eine Schalendrüse erklärte. Die Lungenfächer nannte er die Vorhöhle des BOJANUS'schen Organes. Wegen der, von ihm beschriebenen Nierenspritzen, welche er die „trichterförmigen Ausführungsgänge des BOJANUS'schen Körpers" nannte, und der Öffnungen vom Herzbeutel ins rotbraune Organ, war es ihm leicht, zu erklären, auf welche Weise die Sekretionen der Schalendrüse an die bestimmten Stellen gelangten. VON RENGARTEN [2]) scheint der erste gewesen zu sein, der bewies, daß in der hinteren Anschwellung oder Kolben die BOJANUS'schen Körper oder die Höhle und die Vorhöhle kommunizieren. Diese Thatsache ist seitdem bestätigt worden, vorzugsweise von LANGER [3]), der diesem Teile besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Obwohl im allgemeinen der Name BOJANUS'sches Organ für das ganze exkretorische Organ oder Niere gebraucht wird, ist es notwendig, vorauszuschicken, daß es sich hier wirklich um zwei Organe, ein linkes und ein rechtes, handelt.

Wir haben also zwei nebeneinander liegende Organe, welche nur an einer Stelle, und zwar am vorderen Ende der oberen Schenkel, vereinigt sind.

Die bisher angewendete Terminologie des Organes halte ich nicht für sehr geeignet, und um andere Ausdrücke, welche der Natur des Organes entsprechender sind, einzuführen, werde ich dieselben durch eine kurze Wiederholung der wichtigsten Punkte in der vorhergehenden Schilderung erklären.

Je ein Organ ist von einem Nierensack (unteren Schenkel), einer Nierenschleife (hinteren Anschwellung oder Kolben) und einem Nierengang (oberen Schenkel) zusammengesetzt. Von diesen entspricht wahrscheinlich der Nierensack und die Nierenschleife der eigentlichen Niere, der Nierengang ihrem Ausführungskanal. Nach vorn öffnen sich die Nierengänge nach außen durch die Uretern (Ausführungsgänge). Die Nierensäcke sind mit dem Herzbeutel, durch die Nierenspritzen mit dem Nierengang, durch Vermittelung der Nierenschleife verbunden.

Die alleinige Verbindung zwischen den paarigen Organen ist am vorderen Ende der Nierengänge.

---

1) KEBER, l. c. pag. 73 et seq.
2) VON RENGARTEN, l. c. pag. 32.
3) LANGER, l. c. Bd. XII. pag. 40—41.

Makroskopische Anatomie.

Die genauere Beschreibung der einzelnen Teile des BOJANUSschen Organes gebe ich in folgender Ordnung: 1) Der Nierengang und der Ureter. 2) Der Nierensack. 3) Die Nierenspritze. 4) Die Nierenschleife.

1. Nierengang und Ureter.

Im vorderen Teil des Organes sind die beiden Nierengänge mit einander verschmolzen und bilden ein circa 8 mm langes Rohr von der ganzen Breite des Organes. Dieses Rohr bedeckt die beiden untenliegenden Nierensäcke sowohl als den vorderen Teil des Sinus venosus. Von dem Punkte aus, wo der Sinus von unten aufliegt, laufen die Nierengänge getrennt, bis sie in die Nierenschleifen übergehen.

Die Wände der Nierengänge sind glatt oder höchstens mit unerheblichen Falten versehen, welche, sobald die Nierenschleife erreicht wird, sich zu bedeutenderen Leisten entwickeln.

Die zugespitzten blinden Enden der Nierengänge befinden sich im rotbraunen Gewebe dicht an der Seitenwand des Herzbeutels. Am Boden dieser Röhren, etwa 2 mm vom vorderen Ende, ist die innere Mündung des Ureters, welche seitwärts von der Nierenspritze gleichweit vom proximalen und distalen Ende desselben liegt. Von dieser Öffnung führt eine kurze Röhre abwärts und ein wenig nach hinten und außen, um zwischen den Lamellen der inneren Kiemen auszumünden. Diese Röhre ist der Ureter oder Ausführungsgang der Niere. Seine äußere Mündung ist im inneren Kiemengang, dicht neben und nach außen von der Genitalmündung. Die Öffnung hat die Gestalt einer etwa 1 mm langen, ovalen, von einem muskulösen Wall oder Ring umgebenen Spalte, deren Längsachse parallel der des Körpers verläuft.

2. Nierensack.

Die zwei nebeneinander liegenden Schläuche, welche die Nierensäcke oder unteren Schenkel bilden, sind von viel größerem Umfang als die Nierengänge, und von diesen unterschieden durch den Mangel einer Verbindung, da der Sinus sie durch die ganze Länge trennt. Jeder ist also eine Röhre, welche nach vorn mit dem Herzbeutel durch die Spritze in Verbindung steht und nach hinten mit der Nierenschleife kommuniziert.

Der Hauptunterschied von den Nierengängen ist dadurch gegeben, daß die Wandungen in vielen Fällen erhaben sind, welche das Lumen des Schlauches verengern (Fig. 2). Ihre Anordnung sieht man am besten, wenn man eine große Anodonta in 2⁰/₀igem Kalibichromicum für 24 Stunden mazeriert und nach Auswaschen mit Wasser den Schlauch seiner Länge nach aufschneidet und die Epithelzellen abpinselt. Wir bekommen somit einen klaren Blick in das Innere des Sackes und finden, daß die Falten Einbiegungen der Wände sind, und zwar der oberen und unteren Wände.

Hier liegen sie in zwei aufeinander folgenden Reihen — an der unteren Wand mit den freien Rändern nach oben und hinten, an der oberen Wand nach unten vorn gekehrt.

In der Gegend der Spritze durchqueren sie fast das Lumen, aber sie werden schräger je weiter nach hinten, bis sie schließlich neben dem hinteren Rückziehmuskel des Fußes fast parallel mit der langen Achse des Lumens liegen.

Obwohl ihre Anordnung im allgemeinen wie hier beschrieben ist, sind sie doch thatsächlich keine einfachen Platten, sondern die Hauptfalten sind wieder gefaltet, und diese Nebenfalten anastomosieren oft, so daß auf einem Querschnitt ein sehr kompliziertes Bild gegeben wird (s. Fig. 3 und 4). Dies ist besonders der Fall in der Gegend der Spritze und in der Nierenschleife, wo die Falten sehr zahlreich sind. Die ganze Faltenbildung ist zweifellos eine Einrichtung, um die exkretorische Fläche der Nieren zu vergrößern, da sie Träger eines bewimperten Epithels sind. Die Wände der Falten sind hohl und bilden Blutbahnen.

3) Nierenspritze.

Die beiden Pericardialöffnungen der Nierenspritzen liegen weit vorn am Boden des Herzbeutels, jederseits des Mastdarms, wo dieser vom Boden frei in den Pericardialraum tritt. Man bemerkt, daß am Boden, auf beiden Seiten des Mastdarms, eine halbmondförmige Falte liegt, welche sich von den Seitenwänden des Herzbeutels bis zur Vereinigung des Mastdarms mit dem Boden erstreckt.

Diese Falte ist die hintere Lippe der Spritzenmündung, und unmittelbar davor liegt eine rundliche Öffnung von circa 1 mm Durchmesser. Der Herzbeutel ist durch diese Falten in zwei sehr ungleiche Räume geteilt. Der Mastdarm mit dem umgebenden Herz liegt frei in dem größeren hinteren Abschnitt, während sich die trichterförmigen Öffnungen der Nierenspritzen und die

KEBER'schen Öffnungen des rotbraunen Organes in dem viel kleineren vorderen Abschnitt, welchen KEBER [1]) die „Nebenhöhle" genannt, befinden.

Von dieser auf dem Boden liegenden trichterförmigen Öffnung führt eine etwa 4 mm lange Röhre, welche leicht im dunklen, sie umgebenden Gewebe des Nierensackes wahrzunehmen ist, nach hinten und unten, um in den oberen inneren Winkel des Nierensackes einzumünden.

In Unio ist es bemerkenswert, daß die Nierenspritzen viel kürzer sind und fast senkrecht von der Pericardialöffnung in die Niere führen.

Die Wandungen der Nierenspritzen sind kontraktionsfähig, da sie Muskelelemente in sich haben. Das Tier besitzt also die Fähigkeit, die Spritzen zu öffnen und zu schliessen. Dasselbe ist gleichfalls an den Uretern bemerkbar.

Es dürfte hier betont werden, daß die gewöhnlichen Beschreibungen des BOJANUS'schen Organes einen falschen Begriff von der Lage des Ureters und der Nierenspritze zu geben geeignet sind. HESSLING [2]) z. B. sagt, daß die Mündung beider Schenkel vorne in solcher Weise geschieht, daß die beiden Röhren, d. h. der Ureter und die Nierenspritze, kreuzweise übereinanderliegen. In der That aber endet der Nierengang blind, etwas weiter vorne als die Spritze. Seine Ausmündung ist also keine direkte Fortsetzung seines Lumens, sondern mündet an seinem Boden zur Seite der Spritze.

4) Nierenschleife.

Durch Anwendung der Injektionsmethoden und durch Abgüsse der Hohlräume war es LANGER [3]) möglich, eine genaue Beschreibung des Übergangs eines Schenkels zum anderen zu geben. Die spätere Beschreibung GRIESBACH's [4]) jedoch weicht wesentlich von der LANGER'schen ab. Obwohl dieser Forscher mit Recht eine von LANGER beschriebene Verbindung der Nierensäcke widerlegt, beschrieb er doch den Zusammenhang des unteren und oberen Schenkels einfacher als er in der That ist. Nach seiner Auffassung soll die obere Wand des unteren Schenkels die untere Wand des oberen Schenkels bilden, und zwar durch die ganze Länge des

1) KEBER, l. c. pag. 21.
2) v. HESSLING, l. c. pag. 221.
3) LANGER, l. c. Bd. XII, pag. 40.
4) GRIESBACH, l. c. pag. 75—77.

den Sinus venosus zu schildern, da er in enger Beziehung zum Organ steht.

Der Sinus venosus oder, wie BOJANUS ihn genannt hat, der „Venenbehälter", nimmt bei weitem den größten Teil des Körperblutes auf, und das, was durch ihn fließt, kommt also hauptsächlich von den Verdauungs- und Geschlechtsorganen. Dies Blut tritt ins vordere Ende des Sinus ein.

Außer diesem nimmt der Sinus am hinteren Ende eine geringere Quantität vom Mastdarm und den Wänden des Herzbeutels auf. Die übrigen venösen Gefäße münden nicht in den Sinus, sondern gehen direkt an das BOJANUS'sche Organ und zwar an die Nierenschleife.

Das gesamte Blut, auf diese Weise zu dem Organ geleitet, strömt durch seine Wände und Falten, nicht aber in echten Gefäßen, sondern Lakunen, welche zarte bindegewebige Wände besitzen. Das Blut wird nur durch diese Wände von den exkretorischen Zellen, welche das Lumen des Organes bedecken, getrennt. Nachher wird es wieder gesammelt und in die Kiemen geführt, von welchen es ins Herz zurückkommt. Ein geringer Teil des Blutes nimmt einen kürzeren Weg zum Herzen, indem es direkt vom Sinus venosus durch die oberen Wände der Nierengänge strömt.

Der Sinus venosus, vom Boden des Herzbeutels aus betrachtet, erscheint entweder als eine große Fläche mit verschwommenen, nicht scharf ausgesprochenen Grenzen oder als eine 2—3 mm breite Rinne, welche nach hinten, wo er sich hinter dem Herzbeutel aufwärts biegt, an Größe zunimmt. Diese Erscheinung hängt von der Masse des darin befindlichen Blutes ab, da er eine große Ausdehnungsfähigkeit besitzt. Querschnitte zeigen diese Verhältnisse noch klarer (Fig. 3 und 4). Je nach seinem Zustand wird man den Sinus sehen, bald als eine dickwandige Röhre, bald mit Wänden versehen, die kaum vom umliegenden Gewebe des BOJANUS'schen Organes zu unterscheiden sind.

Durchschneidet man die Decke des Sinus der Länge nach, dann sehen, mit einer Lupe betrachtet, die Wände des Sinus wie ein Netzwerk mit runden oder ovalen Löchern aus.

Diese liegen nicht in zwei seitlichen Reihen, wie GRIESBACH [1]) es beschrieben hat, sondern sie sind in unbestimmter Zahl und

---

1) GRIESBACH, l. c. pag. 77.

vollständig unregelmäßig durch die ganze Länge des Sinus verbreitet. Das Blut strömt durch diese Löcher überall zu den Wandungen des Organes, besonders aber zu denen der Nierensäcke und Nierengänge, da die Nierenschleife direkt von den Mantelvenen gespeist wird.

In seinem hinteren Ende ist der Sinus durch Querbalken verstärkt. Diese spannen hie und da das Lumen und haben zweifellos den Zweck, eine zu große Ausdehnung der Wände zu vermeiden.

Der Eingang zum Sinus ist von KEBER[1]) und LANGER[2]) und noch später von FLEISCHMANN[3]) beschrieben worden. KEBER war der erste, der die Einrichtung dieses Eingangs entdeckte, und ihm danken wir die Beschreibung der später nach ihm genannten KEBER'schen Klappe.

Ich beschreibe hier diese Klappe in ausführlicher Weise, da ich später, im Zusammenhang mit der Frage der Wasseraufnahme, auf sie zurückkomme. Die Klappe liegt zwischen den Ureteren, tiefer als der am Boden des Herzbeutels liegende Teil. Von hier steigt der Sinus in die Höhe, bis er an den Boden des Herzbeutels gelangt. Die Klappe selbst besteht aus zwei muskulösen Querfalten oder Lippen. Zwischen diesen Lippen ist ein 2—3 mm langer, ovaler Spalt. Die Zusammenziehung der Lippen geschieht teilweise durch ihre eigene Kontraktionsfähigkeit und ist durch einen kleinen länglichen Muskel unterstützt. Dieser Muskel ist an der Spitze der vorderen (oberen) Lippe angeheftet. Er geht über die hintere (untere) Lippe und fügt sich in zahlreichen Fibrillen am Boden des Sinus vor der hinteren Lippe ein.

Durch die Zusammenziehung dieses Muskels wird die vordere Lippe neben und zum Teil über die hintere gezogen und der Spalt vollkommen geschlossen. LANGER[4]) erwähnte diesen Muskel, schrieb ihm aber die Gestalt eines Lappens oder Vorhanges, welcher über die Öffnung gespannt wird, zu, und wegen seiner Zartheit zweifelte er, daß KEBER's Meinung die richtige sei, i. e. daß er den Eintritt des Blutes in den Sinus verhinderte. Seine eigene Auffassung war, daß er seinen Rücktritt verhindern dürfte.

Da der Muskel vielmehr die Gestalt eines Riemens als die

---

1) KEBER, l. c. pag. 49—50.
2) LANGER, l. c. Bd. XII, pag. 38.
3) FLEISCHMANN, Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, 1885, p. 419 et seq.
4) LANGER, l. c. Bd. XII, pag. 38.

eines Lappens hat, glaube ich, daß sein Zweck ist, nicht einen Vorhang vor der Öffnung zu bilden, sondern die Lippen zusammenzuziehen, und ist dies geschehen, nützt ein Vorhang nicht, da die Öffnung fest genug geschlossen ist.

RENGARTEN[1]) erwähnte außer dieser Klappe eine andere am hinteren Ende des Sinus, zwischen den beiden Schenkeln des Rückziehmuskels des Fußes. Nach FLEISCHMANN[2]) soll an dieser Stelle eine Öffnung existieren, durch welche das Blut vom Sinus venosus in einen Raum, welcher um das Visceralganglion unter dem hinteren Schließmuskel liegt, gelangen soll. Diesen Raum hat er den Ganglion-Sinus genannt. Es ist mir jedoch nicht gelungen, eine solche Klappe oder Öffnung zu finden.

Die Nerven des Organes.

Nach v. HESSLING[3]) besitzt das Organ einen auffallenden Reichtum an Nerven, welche von den Cerebro-visceralkommissuren entstammen.

Außer einem Citat dieser Angabe von GRIESBACH[4]) und den früheren Arbeiten von KEBER[5]) und DUVERNOY[6]) finde ich keinen Hinweis auf die Innervation des Organes.

KEBER giebt eine ausführliche Schilderung des Nervensystems, die ein merkwürdiges Gemisch von Richtigem und Falschem ist. Ein Teil der von ihm abgebildeten sympathischen Nerven ist auf die fibrilläre Beschaffenheit der bindegewebigen Wände zurückzuführen. Ein anderer Teil rührt wahrscheinlich von bucephalusartigen Parasiten her.

Diese sympathischen Nerven, sowohl im BOJANUS'schen Organ selbst als in anderen Körpertheilen, sollen nach KEBER mit dem Zentralnervensystem in Verbindung stehen durch die von ihm entdeckten Nerven, welche den Cerebro-visceralkommissuren entstammen. Diese Nerven nannte er „Verbindungsfäden von den Kommissuren zu den Eingeweidenerven“.

Von diesen geht das eine Paar zum Magen. Das andere ver-

---

1) v. RENGARTEN, l. c. pag. 29.
2) FLEISCHMANN, l. c. pag. 423.
3) v. HESSLING, l. c. pag. 223.
4) GRIESBACH, l. c. pag. 78.
5) KEBER, l. c. pag. 93 et seq.
6) DUVERNOY, Sur le système nerveux des Mollusques acéphales. Mémoires de l'Acad. des Sciences, t. XXIV. Paris 1854.

läßt weiter nach hinten die Kommissuren, nachdem sie ins Organ eingetreten sind. Dieses letztere Paar ist zweifellos zu den Nerven des Bojanus'schen Organs zu rechnen.

Einen anderen Ursprung für die Nerven des Organes fand Duvernoy[1]) in den hinteren Branchialnerven. Diesem Forscher nach sollen zahlreiche Filamente dieser Nerven ins Organ eintreten. Von den Keber'schen Verbindungsfäden zum Bojanus'schen Organ erwähnte er nichts, obwohl er die zum Magen als die „Nerfs gastriques" beschrieb.

Bei der Untersuchung des Nervensystems des Bojanus'schen Organes habe ich die besten Resultate erzielt durch eine lange Mazeration des Objektes in Salpetersäure und nachherige Untersuchung mittelst der Lupe. Diese Methode ist brauchbarer als das Schneiden und läßt nur bei Erforschung der allerfeinsten Details in stich.

Bei Betrachtung der Kommissuren findet man, daß während ihres Laufes durch das Organ zwei Paare von ziemlich starken Nerven sich von ihnen abzweigen.

Das eine Paar nimmt seinen Ursprung nicht weit von dem Viszeralganglion, läuft aufwärts und vorwärts und dringt in den Rückziehmuskel des Fußes. Es scheint keine Zweige zum Organe zu geben.

Das zweite Paar befindet sich am vorderen Ende des Organes und stellt wahrscheinlich die Verbindungsstränge von Keber dar. Der Ursprung der Nerven ist an der inneren Seite der Kommissuren, etwas hinter der Keber'schen Klappe. Sie laufen rückwärts eine kurze Strecke dem Boden des Sinus entlang dicht über den Kommissuren. Dann gehen sie um den Sinus herum, um seine Decke zu erreichen, in der Gegend, wo der Sinus unter dem Herzbeutel liegt. Hier teilen sich die Nerven; ein kleinerer Ast läuft nach vorn, der größere nach hinten an der oberen Wand des Nierenganges der Seite des Sinus entlang. Zahlreiche feine Seitenzweige sind vorhanden.

Außerdem gehen noch andere, viel feinere Nerven von den Kommissuren an das Bojanus'sche Organ, aber sie können nicht weit in das Organ verfolgt werden.

Bei der Untersuchung der Branchialnerven sieht man, daß die zahlreichen Äste, welche Duvernoy abgebildet hat und als Nerven für das Organ betrachtet, nicht ins Organ selbst eindringen.

---

1) Duvernoy, l. c. pag. 38.

Sie sind vielmehr über die Decke der Kloacalkammer, welche außerordentlich reich an Nerven ist, verbreitet. Sie sind wahrscheinlich als sensorische Nerven für diesen Teil der Körperwände zu betrachten und nicht als dem Organ gehörig.

Den Branchialnerven nahe verwandt, sowohl in Entstehung als in Struktur, ist ein Paar von Nerven, welche an der Außenseite des Visceralganglions entspringen. Diese sind die von KEBER genannten „Hautnerven der inneren Kiemengänge". Sie laufen am Boden des BOJANUS'schen Organes entlang bis kurz hinter seinem Anfang. Hier teilen sich die Nerven. Der eine Ast biegt sich gegen die Klappe zu, der andere gegen den Ureter. Nach Mazeration der Epithelzellen des Organes zeigen sich die Nerven mit zahlreichen feinen Zweigen lose eingebettet am Boden des Organes.

Ihrer Lage und ihrem Verhältnis zum Organ nach ist es wahrscheinlich, daß auch diese Nerven mit der Innervation des Organes zu thun haben.

Die Nerven sind auffallend reich an Ganglienzellen, welche ihre Peripherie umgeben, und nach Mazeration in Osmium-Essigsäure ist es leicht, sie zu isolieren. Sie haben eine cylindrische oder spindelförmige Gestalt mit einer durchschnittlichen Größe von 0,008 bis 0,028 mm. Sie sind immer bipolar, haben einen cylindrischen Kern, und an ihrem Ende sind zahlreiche gelbliche Körnchen gelagert.

Von den zwei Fibrillen, welche den Polen entstammen, ist die eine feiner als die andere, und diese erstere kann eine kurze Strecke peripherisch verfolgt werden, aber es ist nicht möglich, sie weit ins Organ zu verfolgen und ihre Endigung festzustellen.

Für das Studium der Verteilung der Nerven im Organ habe ich eine von BELA HALLER [1]) empfohlene Methode gebraucht.

Der zur Untersuchung dienende Teil des Organes wurde für etwa eine Stunde in eine Mischung von Glyzerin und Essigsäure gelegt. Als die Epithelzellen abgestreift wurden, zeigte sich unter dem Mikroskop ein äußerst feines Nervennetz in dem Bindegewebe der Wände, besonders schön in der dünnen Wand zwischen dem Nierensack und dem Nierengang. Hier laufen die feinen Nerven-

1) BELA HALLER, Die Organisation der Chitonen der Adria. II. Teil. Arbeiten aus dem Zool. Institut zu Wien. Tome V. 1884. pag. 18.

fibrillen nach jeder Richtung, und wo sie sich vereinigen, sind oft kleine Ganglien, von welchen verschiedene Fibrillen ausgehen.

Die eigentümlich granulirte Beschaffenheit der Nervenfibrillen ermöglicht es, sie von den glatteren, feingestreiften Bindegewebsfibrillen zu unterscheiden.

Mikroskopische Anatomie.

Bei der Schilderung des histologischen Baues bespreche ich zuerst die bindegewebige Grundsubstanz mit ihren zelligen Elementen und dann den epithelialen Überzug.

Struktur der Wandungen.

Beim Beginn des Studiums der Mollusken-Histologie treten wir einer gewissen Schwierigkeit entgegen, nämlich der Unterscheidung zwischen den verschiedenen Elementen, welche von dem embryonalen Mesenchyme oder Zwischenblatt entwickelt worden sind. Es darf hier kurz die Entstehung des Mesenchymes, von welchem das Organ später entwickelt wird, erwähnt werden[1]).

Von der Epithelschicht der Blastula wird eine homogene Gallerte ausgeschieden, in welche vom Gastrulastadium an, spindelförmige, verästelte Zellen vom Urmund aus als Wanderzellen eintreten. So entsteht die Mesenchymschicht, gebildet aus homogener Gallerte mit eingestreuten Zellen, welche sich in die verschiedenen Ausstülpungen und Falten des sich entwickelnden Tieres eindrängt. Mit dem Wachstum des Embryos werden die Zellen allmählich mehr differenziert. Wir bekommen somit in denjenigen Tieren, welche, wie die Mollusken, ein parenchymatöses Gewebe besitzen, eine Zusammensetzung von Zellelementen, welche nicht leicht voneinander zu unterscheiden sind. Dazu sind die Zellen so fest miteinander durch die Masse von homogener Grundsubstanz verbunden, daß ihre Isolierung erschwert wird.

Daher kommt es, daß, obwohl die Beschaffenheit der Wandungen nicht der Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen ist, doch die vorhandenen Darstellungen wesentlich auseinandergehen.

Von den Forschern, die sich mit der Untersuchung beschäftigt haben, hat RENGARTEN[2]) die Anwesenheit von Muskelfasern,

---

1) cf. HERTWIG's Entwicklungsgeschichte. Zweite Auflage. pag. 130—131.

2) RENGARTEN, l. c. pag. 33.

welche in jeder Richtung verlaufen, beschrieben. Ihm gegenüber stehen LEYDIG[1]), HESSLING[2]) und GRIESBACH[3]), welche sagen, daß die Wände des Organs bloß aus strukturloser Bindesubstanz und Bindegewebefasern bestehen.

Bei meinen Untersuchungen habe ich das Epithel durch Mazeration in Kali bichromicum entfernt, das übrig bleibende Gerüst in Wasser ausgewaschen und nachher in Pikrokarmin oder BEALE'schem Karmin gefärbt und in Glyzerin untersucht.

Als allgemeines Merkmal der ganzen Zusammensetzung der Wände dürfen wir folgendes aussprechen, eine homogene intercellulare Grundsubstanz, in welcher Bindesubstanzzellen von verschiedenen Formen eingelagert sind; dazu können glatte Muskelzellen kommen und ein mehr oder minder ausgebildetes Nervennetz, wie früher angegeben.

In der Beschreibung der Bindesubstanzzellen wird es zweckmäßig sein, sie unter folgende drei, ziemlich scharf begrenzte Gruppen zu bringen: 1) rundliche, grobkörnige Zellen, 2) unregelmäßig verzweigte, stern- oder spindelförmige Zellen, und 3) längliche, bandförmige, meistens unverzweigte Zellen.

Die ersten sind überall vereinzelt verbreitet. Sie sind unregelmäßig an Gestalt und Größe. Sie haben einen grobkörnigen Plasmainhalt und sind mit gelblichen, lichtbrechenden Körperchen erfüllt. Sie zeigen eine Neigung, kurze Fortsätze auszutreiben, aber sind im allgemeinen rundlich.

Sie haben eine Größe von 0,02 bei 0,034 mm Durchmesser, bis 0,018 bei 0,02 mm, oder noch kleiner.

Es ist oft unmöglich, sie von den Blutzellen, welche in die Bindesubstanz eingestreut sind, zu unterscheiden; und ihrer Natur nach sind sie wahrscheinlich mit diesen verwandt.

Die Zellen der zweiten Gruppe halte ich für einfacher in ihrer Natur, und dem Organ mehr eigentümlich als die bandförmigen Zellen. Sie befinden sich in der Scheidewand zwischen Nierensack und Nierengang (Fig. 6) und in den Falten des Nierensackes und der Nierenschleife; und obwohl nicht die einzige Zellform, die in diesen Regionen vorkommt, sind sie doch die wichtigste und für das Organ am meisten charakteristisch. Sie

---

1) LEYDIG, Lehrbuch der Histiologie. 1857. pag. 467.

2) VON HESSLING, l. c. pag. 232. Histologische Beiträge zur Lehre von der Harnabsonderung. Jena, 1851. pag. 7.

3) GRIESBACH, l. c. pag. 85.

sind, der Gestalt nach, unregelmäßig, bald sternförmig, bald spindelförmig. Sämtliche haben die gemeinsame Charakteristik, daß sie Ausläufer besitzen, die manchmal wieder geteilt sind. Der Zellkörper ist oft von erheblicher Größe, wie z. B. 0,08 bei 0,05 mm oder 0,08 bei 0,028 mm Durchmesser; aber sie sind oft viel kleiner, oder seltener noch größer. Ungefähr in der Mitte des Zellkörpers liegt ein ovaler Kern, von 0,06 bei 0,08 mm.

Um den Kern herum sind eine Anzahl feiner gelblicher Körperchen, welche sich oft bis in die Ausläufer ausbreiten, gelagert.

Die Ausläufer besitzen eine äußerst feine fibrilläre Struktur, welche im Zellkörper kaum wahrnehmbar ist. Diese Fibrillen verlieren sich in der Grundsubstanz oder anastomosieren seltener mit Ausläufern von anderen Zellen.

Werden die Zellen mittelst Salpetersäure von der Grundsubstanz isoliert, so sieht man die feinen ausgezackten Enden der Ausläufer.

Mit der Unregelmäßigkeit an Gestalt und Größe der Zellen stimmt ihre Verbreitung überein. Sie verhalten sich bei den einzelnen Muscheln verschieden. Bald liegen sie dicht aneinander bald ziemlich weit auseinander zerstreut, aber in den Wänden und Falten des Nierensackes und der Nierenschleife fehlen sie niemals.

Die dritte Gruppe bilden bandförmige, unverzweigte, oder höchstens einfach gegabelte Zellen. (Fig. 5.)

Eine mehr fibrilläre Struktur als in denen der zweiten Gruppe ist stets wahrnehmbar, und die Vereinigung verschiedener Zellen mittelst Ausläufer kommt niemals vor. Es lassen sich hier zwei Untergruppen unterscheiden; welcher Unterschied vielleicht mehr von ihrer Verschiedenheit in der Größe als von dem ihrer Natur abhängig ist:

1) eine sehr feine, immer unverzweigte, etwa 0,001 mm breite, fadenförmige Zelle, und 2) eine breite, nicht selten einfach gegabelte, bandförmige Zelle.

Die fadenförmigen Zellen sind bemerkenswert, indem sie unregelmäßig unter den anderen verbreitet sind, und wie in der Nierenspritze, haben sie scheinbar den Zweck, dem Gewebe Festigkeit zu geben. Sie sind so mit den anderen Zellen verflochten, daß die Mazeration des Gewebes schwer zu bewerkstelligen ist.

In der zweiten Untergruppe haben die Zellen eine Breite von 0,002 bis circa 0,016 mm. Ungefähr in der Mitte der Zelle ist ein rundlicher Kern, um welch[illegible]rner gelagert sind.

Diese letzteren sind gleichwohl nicht so häufig als in den Spindelzellen. Der Zellkörper erscheint als von zahlreichen feinen Fibrillen zusammengesetzt, und wenn es gelingt, diese Zellen bis an ihr Ende zu verfolgen, sieht man, daß die Fibrillen sich von ihrem Zusammenhang losmachen und sich in die Grundsubstanz fächerförmig ausbreiten. Es ist anzunehmen, daß diese Zellen weiter differenziert sind als die der anderen Gruppen, da der protoplasmatische Inhalt in Fibrillen umgewandelt ist.

In der oberen Wand des Nierenganges zeigen diese Zellen ihre breiteste Gestalt. (Fig. 5). Es ist nicht möglich, die Wand in zwei bestimmte Schichten zu trennen, welche zum Herzbeutel und zum BOJANUS'schen Organ zu rechnen sind. Wenn überhaupt in dieser Wand zwei Schichten existieren, müssen sie nur in embryonalem Zustand wahrnehmbar sein.

In der Richtung kann man im allgemeinen äußere (gegen den Herzbeutel zu) longitudinale und innere (gegen das Organ zu) transversale Zellen, welche letztere manchmal in die Wandung des Sinus venosus eintreten, unterscheiden.

Außer diesen Lang- und Querfasern sind andere, welche in unbestimmter Richtung darunter laufen, und das Ganze bildet ein lockeres Gewebe, in welchem vom Sinus kommende Blutzellen eingestreut sind. Im Sinus venosus, welcher in naher Beziehung zur oberen Wand des Nierenganges steht, haben die Faserzellen ein ähnliches Aussehen; nur sind sie in Balken vereinigt, zwischen welchen die Löcher in seiner Wandung liegen.

In der Nierenspritze sind die Faserzellen hauptsächlich in zwei Richtungen gelagert. Die äußeren sind longitudinal und die inneren zirkulär, obwohl es hier noch schwerer ist als in der oberen Wand des Nierenganges, sie in zwei bestimmte Schichten zu trennen. Dies hängt davon ab, daß sie durch zahlreiche feine Fibrillen fest verbunden sind.

Nach dieser Schilderung der Bindesubstanzelemente der verschiedenen Regionen des Organes dürfte es nicht ohne Interesse sein, sie mit ähnlichen Zellen anderer Molluskenklassen zu vergleichen.

BROCK [1]) hat Exemplare von den Klassen der Opisthobranchiaten und Pulmonaten untersucht und stellt die Bindesubstanzzellen unter folgende Gruppen: 1) gewöhnliche verästelte und miteinander anastomosierende Zellen, 2) große, sternförmige Zellen,

1) BROCK, l. c. pag. 7.

deren Ausläufer fibrillär umgewandelt sind, 3) sogenannte Plasmazellen. Wenn wir diese Gruppen mit den Zellen des BOJANUSschen Organes vergleichen, werden wir sehen, daß, obwohl sie gewissermaßen ähnlich sind, es nicht möglich ist, sämtliche unter dieselbe Kategorie zu bringen.

Die dritte Gruppe von BROCK ist zweifellos dieselbe, wie die erste von mir beschriebene. In den Zellen seiner zweiten Gruppe sieht man, obwohl die Zellen verzweigt sind, eine gewisse Ähnlichkeit in ihrer fibrillären Struktur und dem Mangel an Anastomosen mit den Zellen meiner dritten Gruppe. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß meine zweite Gruppe der stern- oder spindelförmigen Zellengruppe seiner ersten Gruppe entspricht, da diese letztere ein Netzwerk bildet, und dazu ihre Struktur viel mehr feinkörnig als fibrillär ist.

Wenn wir sie mit den von KOLLMANN[1]) in der Darmleiste von Anodonta beschriebenen und abgebildeten „Spindel- oder sternförmigen Zellen" vergleichen, fällt die Ähnlichkeit sofort auf.

In der Beschreibung der Zellenelemente der Wandungen habe ich bis jetzt die Frage des Vorhandenseins der Muskelzellen unberücksichtigt gelassen.

Es läßt sich nicht leicht bestimmen, ob die bandförmigen Zellen nur von bindegewebiger Natur sind, oder ob sie nicht manchmal entweder Muskelzellen sind oder mindestens bindegewebige Hüllen für Muskelzellen bilden.

Als sicherste Untersuchungsmethode habe ich die Behandlung der verschiedenen Teile des Organes mit Salpetersäure gefunden, und nachherige Vergleichung der isolierten Elemente mit unzweifelhaften Muskelzellen anderer Körperteile.

Diese Muskelzellen waren vom Herzen, vom hinteren Schließmuskel und vom Mantelsaum genommen. Die Muskelzellen vom Herzen sind charakteristisch, indem der Kern von einem außerordentlich großen protoplasmatischen Hof umgeben ist, viel größer sogar als der in kontraktile Masse umgewandelte Teil. Im Schließmuskel sind die Zellen kurz und breit. Der kleine Kern ist von wenig oder keinem protoplasmatischen Hof umgeben. Der Zellkörper zeigt eine undeutliche doppelschräge Streifung. Die Muskelzellen des Mantelsaumes sind denen des Schließmuskels ähnlich, nur etwas länger und schmäler, und die doppelschräge Streifung

1) KOLLMANN, Die Bindesubstanz der Acephalen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 13. pag. 568.

fehlt. Es ist anzunehmen, daß, wenn die Zellen des BOJANUSschen Organes in ihrem Bau und Aussehen mit unzweifelhaften Muskelzellen übereinstimmen, sie ebenso bestimmt als Muskelzellen zu betrachten sind.

Sie sollten im Gegensatz zu bindegewebigen Zellen einen scharfbegrenzten Kontur haben und nicht allmählich in die Grundsubstanz übergehen. Dazu kommt die Lage des Kerns, welcher in den Muskelzellen oft im Profil an der Peripherie zu sehen ist.

In der oberen Wand des Nierenganges, wo die bandförmigen Zellen am häufigsten sind, habe ich Zellen isoliert, welche von den Muskelzellen des Mantelsaumes kaum zu unterscheiden sind. (Fig. 9 *a*).

An Gestalt und Größe sind sie langgestreckt, spindelförmig, entweder einfach zugespitzt oder an der Spitze gegabelt. Die Breite beträgt durchschnittlich 0,010 mm. Ein ovaler Kern ist vorhanden und liegt nicht immer in der Zelle eingebettet, sondern manchmal an der Peripherie.

Um den Kern herum sind gewöhnlich eine Anzahl gelblicher Körperchen vorhanden.

Im Sinus venosus sind ähnliche Zellen zu isolieren (Fig. 9 *b*). In der Nierenspritze (Fig. 9 *c*) sind Muskelzellen, welche gewissermaßen an die des Herzens erinnern, da ein erheblicher protoplasmatischer Hof um den Kern gelagert ist. Solche Zellen kommen besonders im Pericardialende der Spritze vor; auch fehlen sie nicht in den Wänden der Ureteren.

Sowohl die Spritzen als die Ureteren besitzen starke Kontraktionsfähigkeit. Diese Thatsache, insofern es die Ureteren betrifft, ist schon von GRIESBACH [1]) nachgewiesen worden. Dieser Forscher, obwohl er die Anwesenheit der Muskelelemente sonst leugnet, sagt, daß diese Öffnungen mit muskulösen Rändern versehen sind. Die Fasern, welche sich um die Öffnung herum befinden, sind zirkulär. Dazu kommen einige lange und radiale, welche dem umliegenden Gewebe entstammen. Da der Boden des Organes die Decke des Kiemenganges bildet, ist das von Muskelzellen zusammengesetzte Gewebe eher den Körperwänden als dem BOJANUS'schen Organe zuzurechnen. In den eigentlichen sekretorischen Wandungen des Organes sind unter den sternförmigen Zellen einige kleinere Fasern, welche ich für Muskelzellen halte; aber ihre Isolierung ist mit mehr Schwierigkeit verbunden als in anderen Teilen (Fig. 9 *d*).

---

1) GRIESBACH, l. c. pag. 78.

Es muß erinnert werden, daß RENGARTEN [1]) muskulöse Klappen in der Nierenschleife beschrieb. Obwohl ich die Ränder der früher beschriebenen Öffnungen nicht für eigentliche Klappen halte, ist es allerdings nicht unwahrscheinlich, daß mit dem Bindegewebe Muskelzellen verbunden sind, welche die Verengung dieser Öffnungen verursachen. Dies gilt für das ganze Organ. Obwohl es von den umgebenden Körperwänden ausgedehnt und kontrahiert wird, ist anzunehmen, daß die in seiner Wandung zerstreuten Muskelzellen ihm eine selbständige Kontraktionsfähigkeit verleihen und demgemäß die Regulierung der Flüssigkeitsströmung ermöglichen.

Ich stimme mit APÁTHY [2]) überein, wenn er sagt, daß die Muskelzellen ohne ein echtes Sarcolemma sind. Das scheinbare Sarcolemma ist wahrscheinlich ein Produkt der umgebenden Bindesubstanz. Es hat oft ein welliges Aussehen, welches vom Kontraktionszustand der Muskelzelle abhängt. Weil die Bindesubstanzhülle nicht kontraktionsfähig ist, wird sie durch die Kontraktion des Muskels in Falten gelegt.

Nachdem wir nun die vorher beschriebenen Elemente als Produkte des Mesenchyms betrachtet haben, wollen wir sehen, wie sie in den verschiedenen Regionen des Organes entwickelt sind. In den exkretorischen Wandungen werden stein- oder spindelförmige Zellen entwickelt, welche mit ihren unregelmäßigen Ausläufern ein Gerüst für die sonst zu zarte Grundsubstanzlamelle, auf welche die Epithelzellen gelagert sind, bilden. Zwischen dem Organ und dem Herzbeutel nehmen die Zellen die Gestalt von starken Bändern an, und die Zellsubstanz wird in Fibrillen umgewandelt. Die Decke des Organes wird dadurch stärker und fester. Hier sowohl als im Sinus kommen Muskelzellen dazu, um der Wandung Kontraktionsfähigkeit zu verleihen. In der Nierenspritze wieder ist eine ähnliche Zusammensetzung von bandförmigen Fasern mit eingestreuten Muskelzellen, welche zusammen eine starkwandige, kontraktile Röhre bilden.

Die Epithelialzellen des Organes.

Bei der Besprechung des epithelialen Überzugs ist es zweckmäßig, einzuteilen: 1) in Zellen, welche das Lumen des Or-

---

1) VON RENGARTEN, l. c. pag. 32.
2) APÁTHY, l. c. pag. 627.

ganes bekleiden — also die eigentlichen Nierenzellen —; 2) in diejenigen Zellen, welche sich in den Spritzen und den Ureteren befinden.

Als allgemeine Charakteristik der Nierenzellen ist ihre Einschichtigkeit hervorzuheben (Fig. 8). Darin stimme ich mit Apáthy [1]) überein, wenn er sagt, daß überall in den Najaden das Epithel bloß eine Schicht hat, trotz der scheinbaren Anwesenheit von mehreren Schichten in einzelnen Regionen.

Es ist bisher allgemein angenommen, daß im Bojanus'schen Organ mehrere Schichten vorhanden sind. Griesbach [2]) z. B. sagt: „Wir erkennen darin zunächst ein einfaches Cylinderepithel und sodann in mehreren Schichten liegende Zellen."

Die Ursache dieser Angabe rührt wahrscheinlich von den unvollkommenen Untersuchungsmethoden her. Man kann sich leicht überzeugen, daß die sehr zarten Zellen bald zerstört werden, wenn man sie im lebenden Gewebe untersucht.

Schneidet man eine der Falten aus und bringt sie unter das Mikroskop, so wird man die Zellkonturen rasch anschwellen sehen, und bald bildet sich eine wasserhelle Blase an der Oberfläche der Zelle. Diese Blase wird allmählich an der Basis zusammengeschnürt und endlich losgelöst, so daß sie als eine freie runde Blase wegschwimmt.

Da die Blasenbildung sehr rasch vor sich geht, können wir uns vorstellen, daß das Lumen des Organs bald mit solchen Blasen angefüllt wird.

Ein ähnlicher Fall kommt bei der unvollkommenen Konservierung des Organes vor. Daraus geht hervor, daß, wenn die Zellen nicht sofort durch das Fixierungsmittel abgetötet werden, sich die Blasen bilden und nachher die Präparate ein ähnliches Aussehen zeigen, wie Griesbach es beschrieben hat.

Ein weiteres Merkmal der Nierenzellen ist die Anwesenheit dunkelgrüner oder brauner Körnchen, von welchen die auffallende Farbe des Organes stammt. Diese sind überall verbreitet, aber gewöhnlich zahlreicher in den Zellen des Nierensackes und der Nierenschleife als in denen des Nierenganges.

Die dritte Charakteristik der Zellen ist eine mehr oder minder gleichmäßige Wimperbekleidung.

Diese Thatsache ist von sämtlichen Forschern nachgewiesen

1) Apáthy, l. c. pag. 625.
2) Griesbach, l. c. pag. 86.

worden, und ihnen sind die lebhafte Flimmerbewegung und die äußerst feinen Flimmerhaare aufgefallen.

Man kann sich leicht von den charakteristischen Merkmalen der Nierenzellen durch einfache Beobachtung am lebenden Gewebe überzeugen.

Um die feineren Verhältnisse zu studieren, habe ich das Mazerationsverfahren und die Schnittmethode angewendet. Als Mazerationsmittel habe ich eine 2°/₀-Lösung von Kali bichromicum am zweckmäßigsten gefunden, da durch dieses einfache Mittel die Zellen rasch abgetötet werden und in ihrem natürlichen Zustande bleiben. Für das Präparieren des Organes zum Schneiden habe ich es mit schwacher Osmiumsäure injiziert und als weiteres Fixierungsmittel chromsaures Ammoniak benützt. Das Präparat wurde in Paraffin eingebettet und die Schnitte entweder ohne Farbe untersucht, oder auf dem Objektglas, gewöhnlich in Hämatoxylin, gefärbt. Wegen der Feinheit der Wimpern ist es zweckmäßiger, die Zellen in Wasser oder Alkohol zu untersuchen, als in Kanadabalsam.

Für das Studium der einzelnen Zellen nahm ich eine Anzahl durch Mazeration isolierte Zellen vom Nierensack (Fig. 10*f*, cf. Fig. 7). Sie zeigen eine polygonale Gestalt mit einer durchschnittlichen Größe von 0,024 mm Höhe bei 0,038 mm Breite. Die freie Oberfläche ist schwach konvex und etwas länger als die Basis. Das feingranulierte Protoplasma der Zelle liegt etwas dichter im oberen Teil, und die Zelle, von der Seite aus gesehen, zeigt sich als parallel gestreift. Grobben[1]) beschreibt in den Nierenzellen der Cephalopoden ein ähnliches Aussehen, und indem er es einer parallelen Anordnung der Protoplasmakörnchen zuschrieb, weist er auf die „Stäbchen" in den Nierenzellen der Wirbeltiere hin.

Diese Erscheinung aber in den Zellen des Bojanus'schen Organes scheint nicht durch die Anordnung der Protoplasmakörnchen verursacht, sondern durch eine ungleiche Verdickung der Zelle selbst, welche das Aussehen feiner Streifung giebt. Deswegen ist, besonders im unteren Teil der Zellen, eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Wirbeltier-Niere bemerkbar. Ein rundlicher oder ovaler Kern von etwa 0,009 mm Durchmesser ist stets wahrnehmbar.

1) Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat der Cephalopoden. Arb. aus d. Zool. Inst. zu Wien. Tom. V. pag. 7.

Die dunklen Absonderungskörnchen kommen in keinem bestimmten Teil der Zelle vor. Sie sind entweder im Zellkörper zerstreut oder öfters in einige Konkretionen vereinigt. Im letzteren Fall zeigen sie eine konzentrische Anordnung, als ob sie um einen Zentralkern gebildet wären. Ein besonderes Sekretbläschen, wie LEYDIG [1]) es beschreibt, habe ich nicht wahrnehmen können.

Trotz der Angabe APÁTHY's [2]), daß die Anwesenheit einer Cuticula eine allgemeine Eigenschaft des Epitheliums der Najaden sei, halte ich die Nierenzellen für der Cuticula entbehrend.

Die Betrachtung des lebenden Gewebes zeigte eine lebhafte Flimmerbewegung. Dies rührt von langen feinen Flimmerhaaren, welche nicht wie die gewöhnlichen Cilien gleichseitig sich bewegen, sondern jede eine selbständige Bewegung hat, her. Sie sind also, obwohl sehr fein, in die Kategorie der Geißeln zu bringen.

An den isolierten Zellen sieht man, daß die Flimmerhaare äußerst fein und von beträchtlicher Länge, 0,02 mm, sind. Ihre Lagerung an den Zellen ist nicht gleichmäßig. An einigen Zellen sind sie vereinzelt, an anderen in kleinen Büscheln gesammelt oder bei noch anderen fehlen sie scheinbar gänzlich.

Diese Beschreibung der Zellen des Nierensackes gilt ebensogut für diejenige der Nierenschleife und im ganzen für die des Nierenganges (Fig. 10 *e* und *g*). Wenn man Querschnitte durch das Organ betrachtet und ebenso, wenn man Mazerationsmaterial von den verschiedenen Regionen vor sich hat, zeigt es sich, daß die Zellen des Nierenganges von geringerer Höhe und breiterer Gestalt sind, und daß die Cilien etwas seltener vorkommen, aber der Unterschied ist nicht sehr bemerkenswert.

Die Epithelzellen, welche sich in den Ureteren und Spritzen befinden, sind von den eigentlichen Nierenzellen wesentlich verschieden. Dieser Unterschied ist, soweit es die Cilien betrifft, nicht unerwähnt geblieben. LEYDIG [3]) spricht von der größeren Länge der Cilien, und HESSLING [4]) von ihrer lebhafteren Bewegung. GRIESBACH [5]) erwähnt die zunehmende Länge und Wirksamkeit der Cilien in den Ausführungsgängen der Höhlen und Vorhöhlen.

Diese nur zum Teil richtigen Angaben haben vorhandene

---

1) LEYDIG, l. c. pag. 468.
2) APÁTHY, l. c. pag. 625.
3) LEYDIG, l. c. pag. 469.
4) VON HESSLING, Harnabsonderung, l. c. pag. 7.
5) GRIESBACH, l. c. pag. 89.

wichtige Unterschiede unberücksichtigt gelassen. Es sind in der That zwei Zellfasern zu unterscheiden, welche in ihrem Bau voneinander und von den Nierenzellen abweichen. Die eine Form bekleidet das Lumen der Ureteren und der Spritzen. Die andere befindet sich am inneren Ende der Spritzen.

In den Zellen der ersten Form ist wenig Unterschied zwischen denen der Spritze und des Ureters (Fig. 10 *a*—*a*). Die Zellen sind cylindrisch oder mehr oder minder zugespitzt und unregelmäßig an Gestalt, vom gegenseitigen Druck. Da sie als exkretorische Zellen nicht funktionieren, kommen die Konkremente sehr selten vor. Ein starker Cuticularsaum ist vorhanden, bis in welchen hinein man die Cilien verfolgen kann. Der Unterschied zwischen diesen Zellen und den Nierenzellen zeigt sich aber besonders in der Beschaffenheit der Cilien, welche von ganz anderem Charakter sind. Sie sind kurz und liegen dicht aneinander, und ihre Bewegung ist gemeinsam. In den Ureteren haben sie eine Länge am inneren Ende von 0,010 mm und werden etwas kürzer, 0,006 mm am äußeren Ende. An Längsschnitten des Ureters gesehen, bilden seine dicht bewimperten Wände einen auffallenden Gegensatz zu den feinbegeißelten Wänden des Nierenganges.

Die Cilien beginnen plötzlich an der inneren Mündung des Ureters, bekleiden sein Lumen und gehen ununterbrochen weiter über die kurze Strecke zwischen seiner äußeren Mündung und der Genitalöffnung bis in die letztere hinein. Die Cilien der Spritzenzellen haben eine Länge von 0,009 mm. Am Nierenende sind sie durch die Zellen der zweiten Form ersetzt, und am Pericardialende hören sie an den Lippen der Mündung, wo das Pflasterepithel des Herzbeutels anfängt, auf.

Die zweite Form, welche sich am Nierenende der Spritze befindet, ist durch die ungewöhnliche Länge ihrer Wimpern ausgezeichnet (Fig. 10 *h*—*k*). Diese Zellen tragen Wimpern von 0,06 bis 0,09 mm Länge, etwa dreimal so lang als der Zellkörper, und ihre Bewegung muß eine lebhafte Strömung durch die Spritze veranlassen. Die Wimpern sind nicht wie jene in der Spritze an der Kante der Zelle regelmäßig angeordnet, sondern sind in Büscheln oder oft an knopfähnlichen Erhebungen der Zelle gehäuft. Der Zellkörper ist mehr denen der Niere als denen der Spritze ähnlich, da er nicht cuticularisiert ist und oft viele Konkremente enthält.

Dies sind wahrscheinlich die Zellen, welche die Aufmerksam-

keit früherer Forscher auf sich gezogen haben, da von der Länge und lebhaften Bewegung der Wimpern die Rede war, aber ihre wirkliche Beschaffenheit wurde nicht konstatiert.

Es bleiben nunmehr zwei Arten modifizierter Epithelzellen zu behandeln, nämlich Sinnesepithel und Drüsenzellen.

Sinnesepithel.

Das Vorkommen von Sinnesepithel in der Form von Pinselzellen unter den gewöhnlichen Epithelzellen der Oberfläche der Mollusken ist schon der Gegenstand der Abhandlungen FLEMMING's [1]) gewesen; und ähnliche Untersuchungen in der Gattung Cardium sind von DROST [2]) gemacht worden. Außer einer Nachweisung von APÁTHY [3]) von eigentümlich modifizierten Zellen im Enddarm ist, soviel ich weiß, die Anwesenheit dieser Zellen an irgend einer inneren Fläche der Najaden noch nicht bekannt.

Bei der Besprechung des Nervensystems erwähnte ich, daß es nicht möglich war, in der Niere selbst die Nervenendigungen zu entdecken. In der Spritze jedoch habe ich Pinselzellen gefunden, ähnlich den von FLEMMING an den Mantellappen der Anodonta beschriebenen (Fig. 7 und 11). Wenn nach der Mazeration des Organes die Spritze der Länge nach aufgeschnitten wird und die Epithelzellen sorgfältig abgepinselt, werden manchmal einige dieser Pinselzellen noch befestigt gefunden. Sie kommen meistens am Nierenende der Spritze vor, oft sogar unter den langbewimperten Zellen.

Sie haben eine cylindrische oder spindelförmige Gestalt und eine Größe von circa 0,026 mm in der Länge bei 0,008 mm in der Breite. Ein Kern mit einer größten Länge von 0,009 mm liegt gewöhnlich in der Mitte der Zelle, und unter ihm sind lichtbrechende, gelbliche Körperchen. Am freien Ende der Zelle ist eine Erhöhung oder ein Saum, von welchem ein kleines Büschel von etwa 0,009 mm langen Cilien, welche etwas fester als die sie umgebenden sind, entspringen.

An der Basis der Zelle tritt ein feiner Nervenfaden ein,

---

1) FLEMMING, Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. V. 1869, cf. auch Bd. VI. 1870.

2) DROST, Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel. Morph. Jahrbuch. Bd. XIII. 1887.

3) APÁTHY, l. c. pag. 632.

welcher hier und da durch feine Körnchen angeschwollen ist. In einigen Fällen war es mir gelungen, diese Fäden bis an die Ganglienzellen der Spritzenwände zu verfolgen (Fig. 11 *a*). In dem einen Falle hatte der Faden eine Länge von 0,08 mm. Die Ganglienzelle, mit welcher die Pinselzelle verbunden war, schien unipolar. In einem anderen Falle war der Faden länger und konnte bis in eine multipolare Ganglienzelle verfolgt werden. Die Ganglienzellen sind gewöhnlich oval oder rundlich und haben durchschnittlich eine Größe von 0,036 mm bei 0,014 mm.

Obwohl ich die Verbindung zwischen den Ganglienzellen und dem Nervennetz an den Spritzenwänden nicht wahrnehmen konnte, glaube ich doch, daß eine solche existiert.

Bei der Ähnlichkeit der Pinselzellen mit Sinneszellen aus anderen Regionen des Körpers, welche als taktil angesehen sind, ist anzunehmen, daß sie auch eine ähnliche Funktion besitzen. Da sie nur mit der Flüssigkeit, welche durch die Spritze strömt, in Berührung kommen können, müssen sie durch diese gereizt werden. Die Spritze ist ziemlich empfindlich, und es ist wahrscheinlich, daß durch den Einfluß der Sinneszellen die Muskeln der Spritzenwände in Erregung versetzt werden und das Lumen der Spritze dadurch vergrößern oder verkleinern.

Die zweite Art modifizierter Epithelzellen sind die Drüsenzellen.

An mit Hämatoxylin und Glycerin behandelten Querschnitten durch die Spritzen und die Ureteren sind die Drüsenzellen eine auffallende Erscheinung, und durch ihre Anzahl und intensiv rote Farbe nehmen sie sofort die Aufmerksamkeit des Beobachters in Anspruch (Fig. 7). Aus der Untersuchuug der Schnittserien geht hervor, daß sie, obwohl viel zahlreicher in der Gegend der Spritze, doch überall vereinzelt verbreitet sind. In der Nierenschleife kommen sie ziemlich häufig vor, seltener im Nierensack und Nierengang (Fig. 8).

Ihre Verbreitung und ihr Aussehen in der Spritzengegend ist, wie folgt. Sie sind in der Spritze selbst am häufigsten. Einige wenige liegen am Boden des Herzbeutels vor der Spritzenöffnung, und um das Nierenende sind sie wieder zahlreich. In den Ureteren sind sie fast so häufig als in den Spritzen, und gleichfalls am äußersten Ende des Nierenganges.

Äußerlich vom Ureter gehen sie in die Geschlechtsöffnung über. Sie zeigen eine ovale oder birnenförmige Gestalt, und je nach ihrem Thätigkeitszustand messen sie durchschnittlich 0,018 mm

in der Breite, und in der Länge sind sie von der Größe der sie umgebenden Epithelzellen abhängig. Ein Kern ist an ihrer Basis gewöhnlich wahrnehmbar, und ein feines protoplasmatisches Netzwerk erfüllt den Drüsenkörper. Sie sind auf das Epithel beschränkt, also echte epitheliale Drüsenzellen. Wie die Drüsenzellen der äußeren Körperwand haben sie zweifellos den Zweck, Schleim auszuscheiden.

Ihr Vorkommen im Bojanus'schen Organ ist bis jetzt unerwähnt geblieben, aber es ist interessant, zu bemerken, daß sie von Grobben[1]) in der Niere der Cephalopoden beschrieben worden sind.

Diesem Forscher nach kommen sie im Ureter und Nierentrichter sowohl als in der Wandung von Sepia und Eledone vor, also in ähnlichen Regionen, wie ich sie in Anodonta und Unio finde. Es ist ja wahrscheinlich, daß sie gar nicht selten in der Niere der Mollusken sind.

Als Schluß dieser anatomischen Beschreibung werde ich die bemerkenswertesten Eigentümlichkeiten in der histologischen Beschaffenheit des Organes zusammenstellen.

Die Wände des Organes sind von einer homogenen Grundsubstanz mit darin befindlichen, verschiedenartigen Bindesubstanzzellen zusammengesetzt. Diese bilden eine zarte Wandung für die eigentliche Niere und eine festere Scheidewand zwischen ihr und dem Herzbeutel. Zwischen den Bindesubstanzzellen sind eingestreute glatte Muskelzellen. Die Spritzen sind von festen, bandförmigen Bindesubstanz- und Muskelzellen, welche longitudinal und zirkulär angeordnet sind, zusammengesetzt. Um die Ureteren sind die Fasern hauptsächlich zirkulär angeordnet.

Der epitheliale Überzug hat folgende drei Arten Epithelzellen. 1) Exkretorische, mit zerstreuten, geißelartigen Wimpern, welche in dem ganzen Organ, ausgenommen den Spritzen und Ureteren, vorkommen. 2) Cylindrische Zellen mit kurzen, dicht besetzten Cilien, welche die Spritzen und die Ureteren bekleiden. 3) Zellen mit außerordentlich langen Wimpern, welche am Nierenende der Spritzen vorkommen.

Außerdem sind Pinselzellen in den Spritzen, und Drüsenzellen, welche hier und da durch das Organ verbreitet sind, aber besonders häufig in der Umgebung der Spritzen vorkommen.

---

1) Grobben, Harn- und Geschlechtsapparat, l. c. pag. 9.

Einige Bemerkungen über die Morphologie und Physiologie des Bojanus'schen Organes.

Es ist in dieser Arbeit meine Absicht gewesen, mich auf die Struktur des Bojanus'schen Organes in Anodonta und Unio zu beschränken, und obwohl ich hier nicht beabsichtige, in die vergleichende Morphologie tief einzugreifen, ist es hier von Interesse, eine Frage über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Regionen zu erläutern.

In den Acephalen steht das Organ in inniger Beziehung mit dem hinteren Schließmuskel und den Kiemen. In denjenigen Arten, welche eine kurze Längsachse besitzen, wie z. B. Pecten und Cardium, ist das Organ sackförmig und liegt in dem Raum zwischen dem Herzbeutel und dem hinteren Schließmuskel. Wenn aber das Tier einen langen Körper besitzt, wie in Anodonta oder Mytilus, dehnt sich das Organ, außer seiner ersten Lage, fast der ganzen Länge der Kiemen nach aus. Diese Thatsachen führen uns zur Vermutung, daß die Strecke zwischen dem Herzbeutel und Schließmuskel die ursprüngliche Lage des Organes sei.

Um diese Frage mit Bestimmtheit zu entscheiden, brauchen wir eine weitere Kenntnis dieses Organes in den verschiedenen Arten der Acephalen. Noch wichtiger wären eingehendere Forschungen über seine Entwickelungsgeschichte. In Cyclas allein haben wir Resultate über die Entstehung des Bojanus'schen Organes kennen gelernt. Von Ziegler [1]) erfahren wir, daß das Organ hinter der Pericardialblase von einer Zellengruppe in den Mesodermstreifen entwickelt ist. In dieser Gruppe von Zellen bildet sich bald ein Kanal, dessen Lumen in Verbindung mit dem Pericardialraum steht. Frühzeitig werden drei Abschnitte des Nierenschlauches wahrnehmbar: 1) ein kurzer, in den Pericardialraum mündender, flimmernder Abschnitt; 2) ein längerer, mehrfach gewundener, drüsiger Abschnitt; 3) ein ausführender Abschnitt. Vergleichen wir diese Teile mit dem ausgebildeten Organ der Anodonta, so läßt sich folgendes annehmen: Der erste Abschnitt ist der Wimpertrichter oder die Nierenspritze. Der zweite ist die eigentliche Niere, von dem Nierensack und der Nierenschleife zusammengesetzt. Die mannigfaltigen Windungen in Cyclas sind in Anodonta durch die einfacheren, aber faltenreichen Windungen der Nierenschleife ersetzt.

1) Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLI. 1885; cf. pag. 551—554.

Die erste Windung in Cyclas, in welcher die Spritze sich öffnet, ist in Anodonta, wegen der langgestreckten Kiemen, ausgedehnt und ist unter dem Namen unterer Schenkel oder Nierensack bekannt. Der dritte Abschnitt ist, meiner Meinung nach, der Nierengang oder obere Schenkel. Außer seiner ursprünglichen, ausführenden Funktion hat er in Anodonta eine exkretorische übernommen und Epithelzellen, denen der Niere ähnlich, entwickelt. Was der Ureter darstellt, können wir von ZIEGLER weiter erfahren, indem er sagt (pag. 552): „Etwas später, wenn das Lumen bis zur Ausmündung verfolgt werden kann, geht der Kanal an seinem Ende bereits so kontinuierlich in das Ektoderm über, daß man versucht ist, zu glauben, der Kanal sei durch Einstülpung des Ektoderms entstanden." Nehmen wir an, daß der Ureter einen ektodermalen Ursprung habe, also eine Einstülpung des äußeren Keimblattes sei, welcher an den mesodermalen Kanal anstößt, so wird die Erscheinung, wie ZIEGLER sie beschreibt, verständlich.

In bezug auf die Lage des Ureters ist es interessant, den dem Nierengange ähnlichen „Couloir pericardique" bei Mytilus [1]) zu bemerken. Dieser nimmt die Exkretionen von den zahlreichen in sein Lumen sich öffnenden Säcken auf, aber seine Ausmündung liegt noch weiter von seinem vorderen Ende entfernt, als in Anodonta der Fall ist, und zwar ziemlich in der Mitte des Kanales.

Ich verlasse jetzt die Morphologie des Organes, um die Physiologie zu betrachten. Daß das BOJANUS'sche Organ seiner Funktion nach eine Niere ist, kann kaum mehr bezweifelt werden [2]). Es bleibt nur die Frage übrig, ob es noch andere Funktionen besitzt.

Solche angebliche Funktionen sind zweierlei:

1) daß es die Pericardialflüssigkeit weiterschafft;
2) daß durch sein Lumen Wasser in den Herzbeutel, resp. das ganze Gefäßsystem eingeführt wird.

Betreffs der ersten Funktion erörtert GROBBEN [3]) die Bezie-

---

1) SABATIER, l. c. pag. 76; cf. Pl. II. Fig. 5 u. 6.

2) In einer neulich erschienenen Arbeit von GRIFFITHS and FELLOWS („Chemico-biological examination of the organs of BOJANUS in Anodonta". Chemical News. Vol. 51. 1885) erfahren wir, daſs diese Forscher Harnbestandteile im Organ und im Blut vor seinem Eintritt ins Organ gefunden haben, dagegen keine in den Kiemen. Bericht aus Arch. zool. expér. (2) t. 5. pag. XXIX—XXX.

3) GROBBEN, Pericardialdrüse, l. c. cf. pag. 84.

hung der Pericardialdrüse zur Niere und glaubt, daß die Exkretionen von dieser Drüse durch die Spritzen nach außen gefördert werden.

Dies ist glaublich, da in Anodonta und Unio sich die Öffnungen des rotbraunen Organes nah an der Spritze befinden und die Cilien der Spritze zweifellos fähig sind, eine Strömung vom Herzbeutel nach der Niere zu verursachen.

Das Tier öffnet wahrscheinlich von Zeit zu Zeit die Ureteren, um die Exkrete auszustoßen und frisches Wasser in die Nieren einzuführen [1]). Dies wäre möglich während des Aufklaffens der Schalen, da in diesem Moment das Lumen des Organes durch Aufhebung des Druckes sich vergrößern würde.

Bei Betrachtung der zweiten angeblichen Funktion des Bojanus'schen Organes kommen wir zu der Frage der Wasseraufnahme in den Herzbeutel. Was ich darüber zu sagen habe, fasse ich in die zwei Fragen zusammen: erstens, ob das Wasser durch das Organ in den Herzbeutel gelangen kann, und zweitens, ob es überhaupt nötig ist, eine Wasseraufnahme anzunehmen.

Die Beweise gegen die Mechanik der Wasseraufnahme sind: 1) die Bewegung der Flimmerhaare, welche sowohl an den Spritzen und Ureteren als an den Nierenwandungen stets nach außen gerichtet ist; 2) der ganze Bau der Nierenschleife, welcher auf eine Strömung nach außen mehr als nach innen hinweist; 3) die Thatsache, daß in Mytilus [2]) eine Klappeneinrichtung zwischen dem Bojanus'schen Organ und dem „Couloir pericardique" existiert, welche die Strömung vom Organe in den Herzbeutel unmöglich macht, ist gleichfalls ein Beweis gegen die Wasseraufnahme in den Herzbeutel.

In der Erörterung der Frage, ob es nötig sei, eine Wasseraufnahme anzunehmen, weise ich auf die Resultate, welche Fleischmann [3]) in seiner Arbeit über die Fußbewegung zusammengestellt hat, hin. Diese sind: Die Blutmenge beträgt ungefähr die Hälfte des Gewichts, welches das gesamte Tier, mit Ausschluß

---

1) In dieser Beziehung ist es erwähnenswert, daſs sowohl Rengarten in der Anodonta, als Rolleston and Robertson („On the aquiferous and oviducal system in the Lamellibranchiate Mollusks". Phil. Trans. Vol. 182) in Unio margaritifera, wo die Öffnungen der Ureteren sichtbar liegen sollen, ein periodisches Aufklaffen dieser Öffnungen beschrieben haben.

2) Sabatier, l. c. pag. 78.

3) Fleischmann, l. c. pag. 413—428.

der Schalen, hat. Dieses Maß allein genügt, die Anschwellung zu verursachen. Um diese Anschwellung zu bewerkstelligen, brauchen wir eine Dislokation dieser Blutmenge von anderen Körperteilen nach dem Fuß. Wenn der Fuß erschlafft ist, wird das Blut in die Eingeweide und hauptsächlich in die Mantellappen gelagert.

Mit FLEISCHMANN's Darstellung der Frage bin ich größtenteils in Übereinstimmung; was ich hinzuzufügen habe, kann nur als Bestätigung seiner Ansicht gelten.

In der Beschreibung des Mechanismus der Blutströmung legt FLEISCHMANN das Hauptgewicht auf die KEBER'sche Klappe, und indem ich dieser Meinung zustimme, glaube ich, daß außer dieser andere, noch nicht bekannte Klappen von Wichtigkeit in dieser Beziehung existieren.

Um meine Auffassung des ganzen Mechanismus der Blutströmung zu erklären, wird es nötig sein, einige anatomische Einzelheiten zu geben.

Ungefähr an der Anfangsstelle der vorderen Aorta befindet sich eine Taschenklappe (Fig. 2 *Vaa*), welche das Blut vom, aber nicht zum Herzen strömen läßt. Vor dieser Klappe ist eine Erweiterung der Aorta, welche eine Art Sinus bildet. Durch sie fließt das Blut vom Herzen teilweise zu den Eingeweiden und hauptsächlich zu dem muskulösen, schwellungsfähigen Teil des Fußes. Am Boden des Sinus, vor der Klappe, sind etwa sieben Öffnungen — Mündungen von kurzen Gefäßen, welche die Eingeweide im oberen Teile des Fußes und den vorderen Teil der Mantelklappen versorgen.

Die hintere Aorta geht, bald nachdem sie das Herz verlassen hat, in die Spalte zwischen den Schenkeln des Rückziehmuskels des Fußes. Dann teilt sie sich in verschiedene Äste, welche hauptsächlich die Mantellappen speisen. Zwischen Herzen und Muskel sind die Wände der Aorta mit ringförmigen Muskeln verdickt, dadurch wird ein Sphincter gebildet, welcher als Klappe funktioniert (Fig. 2 *Vap*).

Ich habe nur bei Pecten Hinweisungen auf diese Klappen gefunden, und zwar von GARNER [1]) und DOGIEL [2]). Der erste sagt: „Valves also exist at the origin of the aortae", aber giebt keine weitere Beschreibung.

---

1) GARNER, c. c. pag. 91.

2) DOGIEL, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIV. 1877.

Dogiel sagt: „In der Nähe der Ursprungsstelle der beiden Gefäße bemerkt man Sphincteren, die aus ringförmig angeordneten muskulösen Elementen bestehen, und deren Kontraktion die Gefäßlumina zum Verschwinden bringt.“ Dies stimmt mit der Beschaffenheit des Sphincters der hinteren Aorta überein, aber die Taschenklappe scheint nicht bekannt zu sein.

Die dritte Klappe, welche Anteil an der Blutströmung nimmt, ist die Keber'sche, am Eingang des Sinus venosus, welche schon beschrieben worden ist. Ich mache nur aufmerksam, daß Fleischmann sie als Sphincter betrachtete und kein Gewicht auf den riemenförmigen Muskel legte.

Nach diesen anatomischen Darstellungen können wir zur Blutströmung übergehen.

Im ruhigen Zustand des Tieres strömt das Blut ungehindert durch den ganzen Körper, und überall sind die Muskeln im geringsten Spannungszustand. Nun nehmen wir an, daß das Tier sich bewegen will. Um dies zu bewerkstelligen, muß Blut in den Fuß geschafft werden, um ihn auszustrecken und widerstandsfähig zu machen.

Wie Fleischmann sagt, wird die Keber'sche Klappe geschlossen, und zwar durch die Zusammenziehung des riemenförmigen Muskels. Nachdem dies geschehen ist, kann das Blut natürlich nicht mehr in den Sinus venosus strömen, und folglich bleibt es im Fuße, wo es vom Vorrate in den Mantelbehältern, welche sich durch die Thätigkeit des Herzens fortwährend entleeren, vermehrt wird. Hier spielt der Sphincter der hinteren Aorta seine Rolle. Da er während der Ausdehnung des Fußes kontrahiert bleibt, muß das Blut, in dieser Richtung verhindert, durch die vordere Aorta strömen und in den Fuß abfließen. Dies dauert, bis der größte Teil des Blutes sich im Fuße befindet, welcher schließlich vollkommen prall ist.

Es ist mit Fleischmann anzunehmen, daß genügendes Blut durch andere Bahnen das Herz erreicht, um seinen Stillstand zu verhindern; und Schiemenz [1]) hat zweifellos auch Recht in seiner Vermutung, daß die Keber'sche Klappe von Zeit zu Zeit geöffnet wird, um eine Erneuerung des Blutes im Fuße hervorzubringen.

Wenn nun eine plötzliche Beunruhigung das Tier veranlaßt, seine Schalen zu schließen, findet eine entgegengesetzte Strömung des Blutes statt. Die Klappe der hinteren Aorta und die des

1) Schiemenz, Teil II. l. c. pag. 45.

Sinus venosus werden geöffnet, und das Blut, von der starken Zusammenziehung seiner muskulösen Wände vom Fuße getrieben, strömt in den Sinus venosus ein. Durch die Wandungen des Bojanus'schen Organes erreicht es das Herz, von wo aus es durch die hintere Aorta in die Mantelbehälter getrieben wird.

Die Taschenklappe der vorderen Aorta spielt während der Kontraktion des Fußes eine wichtige Rolle. Die Gefahr, daß Blut durch die Zusammenziehung der Fußwände durch die Aorta ins Herz getrieben wird, wird durch diese Klappe vermieden. Der breite Sinus vor der Klappe wird mit Blut erfüllt, welches, da es nicht in das Herz kommen kann, durch die am Boden liegenden Öffnungen strömt: zum Teil die Eingeweide, zum Teil die Mantellappen erreicht, während der Rest den Weg zum Sinus venosus nimmt.

Es scheint mir schließlich, daß der Standpunkt Fleischmann's durch diese Klappeneinrichtung noch naturgemäßer geworden ist, und daß wir dadurch eine rationelle Erklärung der Anschwellung des Fußes besitzen, ohne irgend eine Wasseraufnahme entweder durch Pori aquiferi oder Intercellulargänge oder das Bojanus'sche Organ zu Hilfe nehmen zu müssen.

Erklärung der Tafel VI und VII.

Fig. 1. Das Tier ist in Lebensgröße dargestellt und aus de Schale herauspräpariert. Der Mantel und die Kiemen der rechten Seite sind entfernt, der Herzbeutel und das BOJANUS'sche Organ von der Seite aufgeschnitten, der Darmkanal und das Nerven- und Gefäßsystem freigelegt, die Leber und die Geschlechtsorgane nur angedeutet. Die Pfeile bedeuten die Strömung in der Niere.

Aa. Vordere Aorta.
Ap. Hintere Aorta.
Ar. Vorhof des Herzens.
BO. BOJANUS'sches Organ.
Cp. Cerebropedalcommissur.
Cv. Cerebrovisceralcommissur.
D. Darm.
F. Fuß.
G. Öffnung der Geschlechtsdrüse.
Gn^1. Cerebralganglion.
Gn^2. Visceralganglion.
Gn^3. Pedalganglion.
HR Hinterer Retraktor des Fußes.
HS. Hinterer Schalenschließer.
K. Kiemen.
Kl. Kloakalkammer.
L. Leber.
LM. Einmündung der Leber in den Magen.
Lo. Mundsegel.
Ma. Magen.
MD. Mastdarm.
Mr. Mantelrand.
O. Mund.
Pc. Herzbeutel.
Si^1. Ausströmungssipho.
Si^2. Einströmungsschlitz.
V. Herzkammer.
VR. Vorderer Retraktor des Fußes.
VS. Vorderer Schalenschließer.

Fig. 2. Vergrößerte Ansicht des oberen Teiles der vorigen Figur, um die Struktur des BOJANUS'schen Organes sowie seine Beziehungen zum Herzen zu zeigen. Die rechte Seitenwand des Herzbeutels, des Herzens und des BOJANUS'schen Organes aufgeschnitten und der Mastdarm teilweise entfernt. Vergr. 2.

A-B-C. Die drei Kammern der Nierenschleife.
1-2-3-4. Die vier Kommunikationen zwischen den Kammern.
Ns. Nierensack.
Ng. Nierengang.
Sp^1. Pericardialöffnung der Nierenspritze.
Sp^2. Deren Einmündung in die Niere.
Ur. Ausmündung des Ureters.
Va. Klappe der vorderen Aorta.
Vp. Klappe der hinteren Aorta.
Vv. Auriculo-ventricularklappe.

Für weitere Erklärung der Buchstaben vergl. Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch den oberen Teil des Tieres unmittelbar vor der Trennung der beiden noch vereinigten Nierengänge. Der Darm ist noch am Boden des Herzens angewachsen. Vergr. 20.

C. Nervencommissüren.
GD. Geschlechtsdrüse.
K^1. Innere Kiemen.
K^2. Äußere Kiemen.
M. Mantellappen.
SV. Sinus Venosus.
W. Muskeln der Körperwände.

Für weitere Erklärung der Buchstaben vergl. Fig. 1 u. 2.

Fig. 4. Querschnitt weiter nach hinten in der Gegend der Auriculo-ventricularklappen. Die Nierengänge sind jetzt getrennt. Der Darm hängt frei in der Herzkammer. Vergr. und Buchstaben wie in Fig. 3. Fig. 3 u. 4 sind ausnahmsweise von Unio. Die Verhältnisse sind jedoch genau dieselben wie bei Anodonta.

Fig. 5. Flächenansicht der Wand zwischen dem Nierengang und dem Herzbeutel. (Oc. 1 Leitz, obj. [imm.] 10 Hartnack.)

A. Grundsubstanz.
B. Bandförmige Bindesubstanzzellen.
C. Blutkörperchen.

Fig. 6. Flächenansicht der Wand zwischen dem Nierengang und dem Nierensack. (Oc. 1 Leitz, obj. [imm.] K, Zeiss.)

A. Grundsubstanz.
B. Sternförmige Bindesubstanzzellen.
C. Grobkörnige Bindesubstanzzelle. (Plasmazelle.)

Fig. 7. Stück eines Querschnittes durch die Nierenspritze, um die Epithel-, Drüsen- und Sinneszellen zu zeigen. (Oc. 1 Leitz, obj. [imm.] K, Zeiss.)

Dr. Drüsenzellen.
G. Ganglienzelle.
N. Sinneszelle.
M. Muskeln und Bindegewebe der Spritzenwand.

Fig. 8. Querschnitt durch die Falten des Nierensacks. (Oc. 1 Leitz, obj. [imm.] K, Zeiss.)

B. Bindegewebige Wände des Blutsinus.
C. Blutkörperchen im Blutsinus.
Dr. Drüsenzelle.
Ep. Epithel der Falten.
Hc. Harnconcremente.

Fig. 9. Muskelzellen von verschiedenen Teilen des Organes, durch Mazeration mit 10 % Salpetersäure isoliert. (Oc. 1 Leitz, obj. [imm.] 10 Hartnack.)

a. von der oberen Wand des Herzbeutels.
b. vom Sinus venosus.
c. von der Nierenspritze.
d. von der Nierenschleife.
Ph. Protoplasmatischer Hof in *c.*

Fig. 10. Epithelzellen von verschiedenen Teilen des Organes. (Oc. 1 Leitz, obj. [imm.] K, Zeiss.)

a und *b.* vom Ureter.
c und *d.* von der Spritze.
e. von der Nierenschleife.
f. vom Nierensack.
g. vom Nierengang.
h, i und k. vom proximalen Ende der Spritze.
Hc. Harnkonkremente.

Fig. 11. Sinneszellen von der Spritze. (Oc. 1 Leitz, obj. [imm.] K, Zeiss.)

a. zeigt die Verbindung mit der Ganglienzelle.

Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung.

Von

Dr. **Oscar Hertwig,**
o. Professor der Anatomie an der Universität Berlin.

Hierzu Tafel VIII—X.

Den experimentellen Untersuchungen, welche wir vor zwei Jahren „über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien" veröffentlicht haben [1]), lassen wir hier einen weiteren Beitrag folgen. Zahlreiche Fragen nach der Art der Kräfte, welche in der Ei- und Samenzelle wirksam sind, konnten damals nur aufgeworfen, aber aus Mangel an geeignetem Beobachtungsmaterial und bei der Kürze der für die zahlreichen Experimente verfügbaren Zeit nicht beantwortet werden. An dieselben wieder anzuknüpfen und so dem großen Problem der Zeugung von möglichst vielen Seiten näher zu treten, schien uns nach wie vor eine dankbare Aufgabe zu sein.

Für die in Aussicht genommenen Untersuchungszwecke glaubten wir einen besonders geeigneten Ort in Triest zu finden. Nach den von Dr. Graeffe [2]) veröffentlichten Berichten kommen zahlreiche Arten von Seeigeln und Seesternen in geschlechtsreifem Zustand während der Monate März und April in Triest vor.

In der That war es auch leicht, fast täglich frisches Material von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus, und häufig auch von Sphaerechinus granularis, Asterias glacialis und Astropecten zu erhalten. Die Materialbeschaffung wurde uns dadurch sehr erleichtert, daß wir Gelegenheit hatten, an der zoo-

---

1) Oscar Hertwig und Richard Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

2) Ed. Graeffe, Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Fortpflanzungszeit der einzelnen Arten. Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest, Bd. III, 1880.

logischen Station zu Triest zu arbeiten. Durch das freundliche Entgegenkommen des Direktors derselben, des Herrn Professor CLAUS, war uns ein Zimmer für unsere Untersuchungen zur Verfügung gestellt worden. Wir verfehlen nicht, hierfür unsern besten Dank abzustatten.

Wenn so die Wahl des Ortes gut getroffen war, griff leider ein gar nicht vorauszusehender Übelstand in den Gang der Untersuchungen störend ein. Es waren dies die überaus ungünstigen Witterungsverhältnisse des Frühjahres 1887. Während der Monat Februar warm gewesen war, trat gegen Mitte März plötzlich noch ein für die dortige Gegend strenger Nachwinter mit hohem Schneefall ein und hatte zur Folge, daß selbst noch im April die durchschnittliche Tagestemperatur eine ziemlich niedrige blieb. Für uns erwuchs hieraus ein doppelter Nachteil.

Der kleinere Nachteil war der Verlust einer vollen Arbeitswoche. Von dem Witterungsumschlag, der von einem heftigen Schneesturm begleitet war, wurden wir auf der Eisenbahnfahrt von München nach Triest mitten im Gebirge überrascht. Da alle Bahnlinien nach Triest, sowohl die Route über den Karst als die Pontebbabahn über Udine und Görz, durch hohen Schnee bei heftiger Bora unfahrbar geworden waren, wurden wir 5 Tage in Laibach aufgehalten.

Größer war der zweite Nachteil, daß das in Aussicht genommenene Arbeitsmaterial offenbar infolge der abnormen Witterungsverhältnisse geschädigt war. Bei vielen frisch eingefangenen Tieren, am häufigsten bei Echinus microtuberculatus, ließen sich die reifen Eier zum großen Teil nicht in normaler Weise befruchten; bei vielen trat Überfruchtung und monströse Entwickelun ein, die zum baldigen Zerfall führte. Mit solchem krankhaften Material war es selbstverständlicher Weise nicht möglich, Experimente auszuführen. Wir mußten uns in der Weise helfen, daß wir unter vielen Individuen nach solchen suchten, deren Eimaterial durchweg eine normale Entwickelung zeigte. Zu dem Zwecke mußten jedesmal vor Veranstaltung eines Versuchs Vorversuche gemacht werden, was einen nicht unerheblichen Zeitverlust herbeiführte. Hierfür wurden wir allerdings in gewissem Sinne entschädigt dadurch, daß wir die vielleicht seltene Gelegenheit erhielten, ein Experiment zu beobachten, welches die Natur selbst im großen Maßstabe ausgeführt hatte.

Abgesehen von der krankhaften Veränderung der Geschlechtsprodukte, entsprach das gesuchte Arbeitsmaterial auch noch in

einer anderen Hinsicht, und zwar wohl ebenfalls infolge der ungünstigen Witterungsverhältnisse, nicht unseren Wünschen. Manche Arten, deren Geschlechtsprodukte nach den Angaben von GRAEFFE in den Monaten März und April gereift sein sollten, enthielten noch gegen Ende April unreife Eier und Samenfäden, so Asteracanthion und Astropecten. Daher mußten denn Versuche, die an den Geschlechtsprodukten der Seesterne geplant waren und die uns nach Triest zu gehen in erster Linie bestimmt hatten, ganz unterbleiben.

Da wir in Triest in vieler Hinsicht unsere Arbeitszwecke nicht hatten zur Ausführung bringen können, benutzte einer von uns (RICHARD HERTWIG) die Osterferien 1888 zu einem erneuten Aufenthalt in Spezia. Dieser zweite Aufenthalt hatte ebenfalls mit vielen Widerwärtigkeiten zu kämpfen. Ganz außergewöhnlich heftige Regengüsse hatten wochenlang das Hafenbassin von Spezia verunreinigt und dauerten zum Teil auch während des Aufenthaltes noch fort. Abermals hatten die Geschlechtspropukte der Seeigel häufig gelitten, so daß es nötig war, bei jedem Experiment eine Vorprüfung vorzunehmen, ob die Eier normaler Entwickelung fähig seien. Von Asteracanthion waren nur wenige Exemplare zu erhalten und diese waren sämtlich Männchen, welche der Hauptsache nach abgelaicht und nur noch wenig Samen in ihren Genitalorganen aufbewahrt hatten. Offenbar war das Laichgeschäft schon seit längerer Zeit beendet, und die weiblichen Tiere hatten sich in größere Tiefen zurückgezogen.

Trotz dieser verschiedenen Hindernisse und erschwerenden Umstände haben die in Triest und Spezia vorgenommenen Untersuchungen zu mehrfachen Ergebnissen, zu zahlreichen neuen Beobachtungen und zu neuen Fragestellungen geführt. Da die Beobachtungen sehr verschiedener Art sind, sollen sie in 8 Kapiteln mit folgenden Überschriften zur Besprechung kommen:

1) Überreife der Eier und Erscheinungen, die hierdurch veranlaßt werden.
2) Verhalten der Geschlechtsprodukte gegen Kälte.
3) Färbung der lebenden Zellsubstanz durch Methylenblau.
4) Parthenogenese bei Seesternen.
5) Bastardierungsversuche.
6) Befruchtung von abgesprengten Eistücken und von Furchungskugeln.
7) Entwickelung unbefruchteter Eier unter dem Einfluß von Reagentien.
8) Bedingungen der monospermen Befruchtung.

Die Untersuchung wurde teils an dem lebenden, teils auch an konserviertem Material nach unserer Rückkehr ausgeführt. Hierbei hat der eine von uns die Bearbeitung des den 4 ersten Kapiteln zu Grunde liegenden Materials, der andere die Bearbeitung des übrigen und des noch durch den Aufenthalt in Spezia gewonnenen Materials übernommen.

Erster Teil.

Erstes Kapitel.

Überreife der Eier und Erscheinungen, die hierdurch veranlaßt werden.

Während der ganzen Zeit unseres Aufenthaltes in Triest, namentlich aber in der ersten Hälfte des Aprils erhielten wir zahlreiche Tiere von Echinus microtuberculatus mit mehr oder minder krankem Eimaterial. Dieselben stammten von verschiedenen Gegenden her. Meist wurden sie von den Chiosoten, Fischern, welche in Triest mit dem Tiefnetz fischen, in weiter Entfernung von der Küste und in größerer Meerestiefe gefangen; andere Male waren sie im Triester Hafen oder außerhalb desselben an der Küste, 1 Stunde von der zoologischen Station, und zwar dann von uns selbst gesammelt worden.

Bei der Eröffnung zeigten die meisten weiblichen Tiere auffallend prall gefüllte Eierstöcke. Dies war gewöhnlich schon ein Anzeichen, daß das Material nicht brauchbar sein würde. Wir ließen die geöffneten Tiere, indem wir sie in Schälchen mit frischem Meerwasser setzten, einen kleinen Teil ihrer Eier von selbst entleeren. Meist pflegen die Eier bald nach Eröffnung der Schale aus den Mündungen der Eileiter hervorzuquellen, wohl infolge von Zusammenziehungen, die am Eierstock eintreten. Die so ausgestoßenen Eier sahen bei oberflächlicher mikroskopischer Untersuchung reif und normal aus. Sie waren vollkommen durchsichtig und besaßen einen in der Mitte des Dotters gelegenen Eikern. Genauer untersucht, zeigten sie indessen an ihrer Oberfläche einen oder zwei kleine Hügelchen, die aus der homogenen Rindensubstanz des Eies bestanden und uns zu anderen Zeiten bei Echino-

dermeneiern noch niemals aufgefallen waren. Wenn zwei vorhanden waren, schienen sie uns stets einander gegenüberzuliegen. Über ihre Entstehung haben wir keine Beobachtungen gemacht, aus ihrer Anwesenheit aber konnten wir mit Sicherheit schließen, daß hier eine normale Befruchtung und Entwickelung nicht mehr möglich war.

Wenn Samen der eigenen Art, den wir stets gesund und beweglich fanden, zu den aus den vollen Eierstöcken entleerten Eiern zugefügt wurde, so schien der Erfolg der Befruchtung in einzelnen, gleichsam das Extrem darstellenden Fällen überall auszubleiben. Bei keinem Ei bildete sich weder ein Empfängnishügel, noch hob sich eine Dotterhaut von seiner Oberfläche ab, was immer das auffälligste und am leichtesten nach einigen Minuten zu bemerkende Zeichen eingetretener Befruchtung ist; auch Strahlenbildung war im Dotter in der ersten Zeit nach dem Zusatz des Samens nicht zu sehen. Später trat sie in größerer Anzahl auf. Die Entwickelung wurde eine sehr gestörte, nirgends eine Zweiteilung; nach 4—5 Stunden begannen einzelne Eier sich in größere und kleinere kugelige Stücke in unregelmäßiger Weise zu zerklüften.

Von diesem höchsten Grade der Schädigung führten Abstufungen zu Tieren mit gesundem Eimaterial herüber. Als Mittelstufe können wir hierbei einen Zustand bezeichnen, bei welchem von den Eiern sich zwar die Eihaut nach dem Samenzusatz rascher oder langsamer abhob, anstatt eines Samenfadens aber zwei oder mehrere in den Dotter gleichzeitig eindrangen und Unregelmäßigkeiten der Weiterentwickelung hervorriefen. Bei der Durchmusterung und Prüfung eines zahlreichen Materiales fiel es uns bald auf, daß wir auf gesunde Beschaffenheit der Eier gewöhnlich bei solchen Tieren rechnen konnten, deren Eierstöcke schlaff und schwach gefüllt waren. Wir nehmen an, daß hier die früher vorhandenen, aber infolge ungünstiger Verhältnisse degenerierten Eier schon vor dem Einfangen entleert worden waren, und daß ein neuer Satz von Eiern zu reifen angefangen hatte. Mit dieser Annahme stimmt überein, daß einige Wochen später die Seeigel mit prallen, aber krankhaften Eierstöcken allmählich seltener und durch Tiere mit gesundem Eimaterial ersetzt wurden.

Ähnliche Verhältnisse zeigte Strongylocentrotus lividus. Obwohl in den letzten Tagen des März frisch eingefangene Exemplare die Eierstöcke strotzend gefüllt hatten, blieb eine normale

Befruchtung, Abhebung der Eihaut, Strahlung, Zweiteilung in der Regel aus. Von Mitte April an trat hier eine Besserung ein. Wir erhielten Tiere, deren Eierstöcke zum Teil noch klein und in der Reife begriffen, zum Teil schon prall mit gesunden, entwickelungsfähigen Eiern gefüllt waren.

Um in die Veränderungen einen Einblick zu gewinnen, welche sich nach dem Samenzusatz im Inneren des Dotters abspielen, wurden Eier von Echinus microtuberculatus, welche stark geschädigt waren und die oben erwähnte Hügelbildung zeigten, nach der Befruchtung in vier verschiedenen Intervallen abgetötet und nach der Rückkehr nachträglich in der schon früher beschriebenen Weise zu genauerer Untersuchung benutzt.

Ein Teil wurde 12 Minuten nach der Befruchtung mit Pikrinessigsäure konserviert. Obwohl sich nirgends eine Eihaut gebildet und abgehoben hatte, waren trotzdem Samenfäden in den Dotter eingedrungen. Da nach der Färbung mit Boraxkarmin und Aufhellung in Kanadabalsam die stark tingierten Köpfe der Samenfäden sehr deutlich hervortraten, bereitete die genaue Feststellung ihrer Anzahl keine Schwierigkeit. Um ein ungefähres Mittel zu erhalten, wurde bei 10 Eiern, die im Balsampräparat zusammenlagen, die Zahl der eingedrungenen Spermatozoen bestimmt.

4 Eier zeigten 1 Samenkern,
2 „ „ 2 Samenkerne,
3 „ „ 3 „
1 Ei war unbefruchtet.

In 10 Eier waren also im ganzen 17 Samenfäden eingedrungen, so daß im Mittel auf 1 Ei noch nicht 2 Samenkerne kamen. Diese besaßen noch genau die Form des Kopfes des Samenfadens, lagen ganz oberflächlich in der Dotterrinde, während sonst schon die Anlagerung an den Eikern nach Ablauf von 12 Minuten eintritt; in ihrer Umgebung war entweder gar keine oder nur eine sehr geringfügige Strahlenbildung erfolgt. Keine Spur eines Empfängnishügels war wahrzunehmen. Das Eiplasma reagierte also nicht mehr in der bekannten Weise auf den vom Samenfaden ausgeübten Reiz.

Eine zweite Portion der Eier wurde eine halbe Stunde nach vorgenommener Befruchtung abgetötet. Wie ein Studium der Kanadabalsampräparate ergab, waren die Köpfe der Samenfäden zum Teil tiefer in den Dotter eingedrungen und mehr oder minder in kleinere oder größere Kernbläschen umgewandelt. Alle Stadien dieses Prozesses lassen sich bei Durchmusterung einiger Präpa-

rate leicht erkennen. Der Kopf des Samenfadens schwillt zunächst an, indem er aus dem Dotter flüssigere Substanz in sich aufnimmt (Taf. VIII, Fig. 1 und 2). Das Nuclein sondert sich hierauf von dem Kernsaft ab, indem es sich zu Fäden und Körnern anordnet. So entstehen kleine Bläschen, in denen das Nuclein entweder in der Mitte als eine höckerige Masse angesammelt oder mehr gleichmäßig in feinen Fäden im Kernraum ausgebreitet ist. Die größeren Bläschen erreichen den halben Durchmesser des Eikerns. Ihre Anzahl ist jetzt eine erheblich größere als auf dem vorangegangenen Stadium, so daß nachträglich ein Eindringen weiterer Samenfäden stattgefunden haben muß. Auch spricht hierfür deutlich der Umstand, daß, während die Kernbläschen tiefer im Dotter liegen, sich auch in der Rinde vereinzelte Samenkerne nachweisen lassen, welche noch ganz die Beschaffenheit der Köpfe der Samenfäden besitzen. Meist liegt der Eikern noch isoliert im Dotter. In andern Fällen hat sich ihm ein einziges Samenbläschen (Fig. 2) oder eine geringe Anzahl von solchen angelagert, umgeben von einer wenig ausgeprägten protoplasmatischen Strahlenfigur.

Eine an 10 Eiern wie oben vorgenommene Zählung der Samenkerne lieferte folgende Ergebnisse:

Ei	1	enthält	12	von Samenfäden abstammende Kerngebilde (teils Samenfädenköpfe, teils Bläschen),
„	2	„	3	Samenkerne,
„	3	„	4	„
„	4	„	1	Samenkern, der sich dem Eikern angelegt hat,
„	5	„	4	Samenkerne,
„	6	„	5	„ (2 davon Bläschen),
„	7	„	10	„
„	8	„	16	„
„	9	„	4	„
„	10	„	13	„

10 Eier enthalten 72 Samenkerne.

Während 12 Minuten nach der Befruchtung im Mittel 2 Samenfäden in ein Ei eingedrungen sind, kommen jetzt im Durchschnitt 7 auf ein Ei.

Eine noch weitere Vermehrung ist bei Eiern zu konstatieren, welche 1 Stunde 40 Minuten nach dem Zusatz der Samenflüssigkeit mit Pikrinessigsäure übergossen wurden. Wie aus der später mitgeteilten Zusammenstellung zu ersehen ist, ist jetzt die Durchschnittszahl der Samenkerne für e i n Ei auf 9 gestiegen. Die am frühzeitigsten eingedrungenen haben weitere Umwandlungen er-

fahren (Fig. 5 und Fig. 6). Sie stellen jetzt Blasen vor, zum Teil von der Größe des Eikerns, und haben ein dichtes Netzwerk feiner Fäden entwickelt; oft liegen sie in kleineren oder größeren Gruppen zusammen. Dann läßt sich zuweilen beobachten, wie mehrere zu einer größeren, unregelmäßigen, mit Höckern besetzten Blase, die wieder ein feines dichtes Fadenwerk zeigt, untereinander verschmolzen sind (Fig. 5 b).

Auch hier finden sich namentlich in den stark überfruchteten Eiern Übergangsstufen (Fig. 3) zu kleineren Kernbläschen mit einem gröberen und stärker färbbaren Gerüst von chromatischer Substanz (b u. a) und von diesen wieder Übergänge zu frisch eingedrungenen und daher oberflächlich gelegenen noch kompakten kleinen Samenkernen. In manchen Eiern sind die isoliert gelegenen bläschenförmigen Kerne etwas oval geworden und an den Polen von zwei Plasmastrahlungen umgeben (Fig. 4).

Der Eikern ist häufig noch unbefruchtet. In anderen Fällen ist er mit einem oder mit zwei Samenkernen in Verbindung getreten. So zeigt uns Fig. 3 c einen Eikern, mit einem nicht gefärbten Gerüst, welcher sich an einer Seite in einen kleinen Höcker mit gefärbtem Netzwerk fortsetzt. Der Höcker ist seiner ganzen Beschaffenheit nach ein bläschenförmiger Samenkern, der mit dem Eikern zum Teil verschmolzen ist, insofern eine Abgrenzung zwischen beiden aufgehört hat. Daneben erblickt man einen zweiten bläschenförmigen Samenkern, welcher zwar dicht angelagert, aber noch überall durch eine Membran abgegrenzt ist.

Ich lasse noch eine Zusammenstellung der an 10 Eiern erhaltenen Befunde folgen:

Ei 1 enthält 2 Samenkerne, von denen einer mit dem Eikern verschmolzen ist, der andere ihm dicht anliegt.
„ 2 „ einen noch isolierten Eikern, 20 bläschenförmige Samenkerne, teils einzeln, teils in Haufen zusammenliegend, endlich 2 frisch eingedrungene Samenkerne.
„ 3 „ einen noch isolierten Eikern, 5 bläschenförmige und 17 später eingedrungene, kleinere, teils noch kompakte Samenkerne.
„ 4 „ einen Eikern mit 4 anliegenden blasenförmigen Samenkernen und Protoplasmastrahlungen.
„ 5 „ eine einzige Kernspindel (normale Befruchtung).
„ 6 „ einen Eikern mit anliegendem Samenkern.

Ei 7 enthält einen Eikern, mit welchem 1 Samenkern verschmolzen ist, und welchem ein zweiter dicht anliegt.

„ 8 „ einen Eikern und 9 in der Nähe gelegene blasenförmige Samenkerne.

„ 9 „ einen Eikern, mit welchem 2 Samenkerne verschmolzen sind.

„ 10 „ einen Eikern mit 18 blasenförmigen Samenkernen, die zum Teil in seiner Nähe, zum Teil gruppenweise zusammenliegen.

In 10 Eier sind somit im ganzen 86 Samenfäden oder durchschnittlich in jedes Ei ihrer 9 eingedrungen.

Der Rest des Eimaterials wurde nach 4 Stunden 20 Minuten nach Vornahme der Befruchtung eingelegt. Er bot außerordentlich verschiedenartige Befunde dar. An Eiern, die wohl noch am meisten in normaler Weise reagierten, war der Eikern geschwunden. In der Rinde des Dotters fanden sich in ziemlich gleichmäßiger Verteilung zahlreiche Kernspindeln, deren Zahl sich in einem Fall auf 7, in einem anderen Fall auf 8 belief (Fig. 7). Nach dem ganzen Verlauf der Erscheinungen ist wohl keine andere Deutung zulässig, als daß von den Spindeln eine aus dem befruchteten Eikern, die anderen aus den isoliert gebliebenen Samenkernen entstanden sind. Im weiteren Verlauf müssen sich die Spindeln in der gewöhnlichen Weise zu teilen fortfahren, denn man begegnet Eiern, an deren Oberfläche sich wie bei dem Typus der superficialen Furchung zahlreiche bläschenförmige Kerne vorfinden, und andere, an denen sich das Protoplasma um diese Kerne zu Ballen abzuschnüren beginnt (Fig. 8).

Eine zweite Kategorie von Eiern birgt mehr oder minder zahlreiche große Kernblasen, unter denen man manche wegen ihrer ganz besonderen Größe als Riesenkerne bezeichnen könnte (Fig. 9). Durch Verschmelzung vieler bläschenförmiger Samenkerne entstanden, erreichen sie die Größe eines Keimbläschens (Fig. 10). Im Inneren werden sie von einem feinen Fadenwerk durchsetzt, in dessen Maschen mehrere Nucleolen eingeschlossen sind.

Zuweilen sind mehrere Blasen, wie in der Figur 9, zu Reihen aneinander gelagert und an ihrer Oberfläche hie und da von protoplasmatischen Strahlenfiguren umgeben.

Von diesen Formen ist endlich eine dritte Gruppe von Eiern abzuleiten, die sehr komplizierte Kernteilungsfiguren darbieten. Hier erblickt man im Dotter einen oder mehrere kugelige oder

langgestreckte Haufen von außerordentlich zahlreichen, nahe zusammengelegenen, kurzen, gebogenen Chromatinfäden (Fig. 11 und 12). Bei ihrer großen Zahl ist eine gesetzmäßige Anordnung nicht herauszufinden; sie scheinen mehr ein wirres Durcheinander zu bilden. An der Oberfläche des Haufens sind im Protoplasma zahlreiche kleine Strahlungsfiguren wahrzunehmen. Ihre Entstehung stelle ich mir in der Weise vor, daß sich in den Kernhaufen die Membran aufgelöst hat und daß die färbbaren Substanzen in die Form der kleinen Fäden übergegangen sind. Die Übereinstimmung derselben in Form und Größe untereinander und mit den Fäden, wie sie bei regulärer Kernteilung entstehen, ist eine bemerkenswerte Erscheinung.

Was aus diesen komplizierten Kernfiguren weiter wird, konnte an dem eingelegten Material nicht verfolgt werden. Nach ähnlichen früher beobachteten Fällen zu urteilen, werden so viele kleine Kerne, als Strahlungen vorhanden sind, durch Sonderung und Verschmelzung der Chromatinfäden entstehen, und wird hierbei der Dotter durch Knospenfurchung sich in kleine Stücke zu teilen beginnen.

Komplizierte Kernteilungsfiguren, wie sie von mir auf den vorausgegangenen Seiten und bereits schon bei früherer Gelegenheit beschrieben worden sind, treten nicht nur in überfruchteten Eizellen, sondern auch in tierischen Geweben unter pathologischen Verhältnissen auf[1]).

---

1) Litteratur.

1. Martin, Zur Kenntnis der indirekten Teilung. Virchow's Arch., Bd. LXXXVI.
2. J. Denys, Quelques remarques sur la division des cellules géantes de la moelle des os d'après les travaux de Arnold Werner, Löwit et Cornil. Anatom. Anzeiger 1888.
3. Waldstein, Ein Fall von progressiver Anämie. Virch. Arch., Bd. XCI.
4. Cornil, Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dans l' inflammation. Arch. de phys. norm. et path., 3me Série, T. III, 1887.
5. Derselbe, Sur le procédé de division indirecte des noyaux et des cellules épithéliales dans les tumeurs. Arch. de phys. norm. et pathol., T. VIII, 3me Série.
6. Arnold, Beobachtungen über Kerne und Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarkes. Virch. Arch., Bd. XCIII.

So beobachteten ARNOLD, MARTIN, WALDSTEIN, CORNIL in krebsigen und anderen Geschwülsten Zellen, die anstatt der gewöhnlichen Spindel komplizierte Kernteilungsfiguren bargen, entweder einen Triaster oder einen Tetraster oder Polyaster; sie reden von ihnen als von vielfachen Mitosen mit verzweigter Aquatorialplatte oder von mehr- und vielstrahligen Kernplatten oder von Kernfiguren, die aus Kernplatten zusammengesetzt sind; sie erwähnen von ihnen, daß sich in den meisten Fällen die dazu gehörigen achromatischen Spindeln nicht erkennen ließen.

DENYS bildet von den Riesenzellen des Knochenmarks Teilungsstadien ab, die den von mir beschriebenen Figuren außerordentlich ähnlich sind. Nach seiner Beschreibung schwindet die Membran der Riesenkerne, die färbbare Kernsubstanz ordnet sich in sehr zahlreichen V-förmigen Schleifen an, deren Zahl mehrere 100 betragen kann. Die Schleifen legen sich darauf in regelmäßiger Weise in Gruppen von 3—20 zusammen und scheinen sich auf diesem Stadium der Länge nach zu spalten. Die Chromatinschleifen weichen hierauf auseinander und erzeugen viele blasenförmige Kerne, deren Zahl der Anzahl der aus der Spaltung der Schleifen entstehenden Gruppen entspricht.

Namentlich aber zeigen die größte Übereinstimmung mit den hier und in einer früheren Arbeit abgebildeten Figuren die schönen Zeichnungen, welche SCHOTTLÄNDER in einer sorgfältigen Untersuchung über Kern- und Zellteilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut geliefert hat. Man vergleiche die beiden aus SCHOTTLÄNDER's Arbeit entnommenen Kopieen von einer En-

— ARNOLD, Weitere Beobachtungen über die Teilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weißen Blutkörpern. VIRCH. Arch., Bd. CIII.
— Derselbe, Über Kernteilung und vielkernige Zellen. VIRCH. Arch., Bd. XCVIII.
7. WERNER, Über Teilungsvorgänge in den Riesenzellen des Knochenmarkes. VIRCH. Arch., Bd. CVI.
8. LÖWIT, Über Neubildung und Zerfall weißer Blutkörperchen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. 92, 3. Abt.
9. KRAUSS, Beiträge zur Riesenzellenbildung in epithelialen Geweben. VIRCH. Arch., Bd. XCV, 1884.
10. J. SCHOTTLÄNDER, Über Kern- und Zellteilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI, 1888.



dothelzelle mit einer dreistrahligen und einer andern Zelle mit einer sechsstrahligen Kernfigur (Taf. IX, Fig. 19 u. 20).

Was ist die Ursache für die erwähnte vielstrahlige Kernteilungfigur in den Riesenzellen? Ist es vielleicht eine ähnliche wie in unserem Falle, daß viele Kerne sich zu einer Kernmasse verbunden haben und dann gewissermaßen wie die zusammengruppierten Samenkerne in Teilung eingetreten sind? Mir scheint diese Vermutung nicht von der Hand zu weisen zu sein, da ARNOLD, KRAUSS, LÖWIT der Ansicht sind, daß die Entstehung der Riesenzellen eine verschiedenartige sein kann, und daß manche Arten durch Verschmelzung von Zellen ihren Ursprung nehmen. Wenn aber dem so ist, dann möchten wohl auch manche Kernformen, die man als in Fragmentation befindlich beschrieben hat, durch Zusammenlegung und Verschmelzung vieler Einzelkerne mit größerem Rechte herzuleiten sein, in ähnlicher Weise, wie in der überreifen Eizelle die zu Gruppen verbundenen Samenkerne. Wenn dann solche zusammengesetzten Kerne sich zur Teilung anschicken, dann kommt es zu den komplizierten Formen mit den zahlreichen Kernplatten und zur plötzlichen Entstehung vieler Tochterkerne.

Noch will ich die Vermutung aussprechen, daß bei der Entstehung der einfacheren Triaster und Tetraster in pathologischen Neubildungen vielleicht chemische Reize auf den sich zur Teilung anschickenden Kern einwirken, in ähnlicher Weise, wie Chininlösungen den normal befruchteten Furchungskern veranlassen, eine Triaster- und Tetrasterform anzunehmen.

Für diese Ansicht sprechen auch die pathologischen Kernteilungen, welche SCHOTTLÄNDER an der Hornhaut durch Ätzung mit Argentum nitricum hervorgerufen hat.

- -

Die Erscheinung, daß mehrere Wochen hintereinander bei verschiedenen Echinodermenarten die eingefangenen Exemplare in überwiegender Zahl nur krankhaftes Eimaterial lieferten, ist gewiß sehr auffällig, so daß es sich schon verlohnt, nach den Ursachen, welche hier die Veranlassung gegeben haben, zu forschen.

Wenn die eingefangenen Tiere aus dem eigentlichen Hafenbassin stammen würden, so könnte man wohl daran denken, daß vielleicht durch eine Verunreinigung des Wassers die Schädigung bedingt wäre. Aber abgesehen davon, daß es schwer verständlich ist, wie so große, einer beständigen Erneuerung unterliegende

Wassermassen durch die Abflüsse der Stadt Triest in einem stärkeren, die Existenz der Seetiere gefährdenden Grade verunreinigt werden sollten, ist dieser Gedankengang schon deswegen von der Hand zu weisen, weil sowohl Strongylocentrotus als Echinus microtuberculatus teils am Strand außerhalb des Hafens, teils mit dem Schleppnetz auf hoher See eingefangen worden waren.

Es liegt daher wohl am nächsten, an die klimatischen Verhältnisse zu denken, an die niedrige Temperatur des Meerwassers, wie sie entweder zu dieser Zeit im nördlichen Teil der Adria gewöhnlich besteht oder durch das außergewöhnlich kalte Frühjahr veranlaßt worden war.

In welcher Weise können nun aber die Geschlechtsprodukte durch die niedere Temperatur des Wassers verdorben werden? Eine die Geschlechtsstoffe direkt treffende Schädigung ist unserer festen Überzeugung nach auszuschließen. Nach später mitzuteilenden Experimenten werden Echinodermeneier, solange sich die Temperaturgradc über dem Nullpunkt bewegen, regelrecht befruchtet und entwickeln sich, wenn auch in einem etwas verlangsamten Tempo. Selbst eine Temperatur von — 2° R. wird, sofern sie nur kurze Zeit einwirkt, vertragen. Solange sich die Geschlechtsprodukte im Muttertiere befinden, wird durch die geringe Temperatur des umgebenden Mediums, wie wir dies ja auch bei anderen Tieren, z. B. den im Frühjahr laichenden Süßwasserfischen, beobachten können, zwar ihre Reifung verlangsamt, nicht aber ihre Entwickelungsfähigkeit gestört. Bei einem kalten Winter und Frühjahr laichen Hechte und Frösche etwas später als nach einem milden Winter bei Eintritt wärmerer Frühjahrswitterung.

Trotzdem glauben wir die klimatischen Verhältnisse für die von uns beobachteten Erscheinungen verantwortlich machen zu müssen. Nur kommt die schädigende Wirkung in einer indirekten Weise zu Stande. Die kalte Witterung hat auf das Geschlechtsleben der Seeigel einen abnormen Einfluß ausgeübt.

So wenig nun auch im allgemeinen über das Geschlechtsleben bei niederen Tieren bekannt ist, so giebt es doch eine kleine Summe von Erfahrungen, die für unsere Frage nicht unwichtig sind.

In vielen Fällen läßt sich beobachten, daß bei Tieren, deren Eier in das Wasser entleert und dort erst befruchtet werden, die Eiablage nicht willkürlich stattfindet, sondern erst infolge eines geschlechtlichen Reizes, der durch die Anwesenheit geschlechtsreifer Männchen hervorgerufen wird.

Wenn man von Fröschen, die in Paaruug begriffen sind, die

Männchen entfernt, laichen die Weibchen in der Regel nicht ab, sie behalten die Eier, auch wenn sie schon in die Eileiter getreten sind und diese prall angefüllt haben, trotzdem bei sich. Es ist dies ein Verfahren, welches ich oft angewendet habe, wenn ich im Frühjahr über einen längeren Zeitraum reife Froscheier zur Verfügung haben wollte, um mit ihnen Versuche auszuführen. Man wird dann aber stets finden, daß die nicht zur Ablage gelangenden Eier nach Verlauf einiger Wochen geschädigt werden, zuerst sich in abnormer Weise entwickeln, schließlich absterben und sich zersetzen. Die Weibchen selbst sterben meistens, wie Pflüger[1]) bemerkt, infolge des Nichtablaichens.

Gar nicht selten kommt das Nichtablaichen bei der Forelle vor, worüber Barfurth[2]) interessante Beobachtungen veröffentlicht hat. So laicht z. B. die Forelle in Gewässern mit schlammigem Untergrund überhaupt nicht ab, weil, wie Barfurth bemerkt, „auf solchem Boden die Eier verschlammt werden und aus Mangel an frischem, sauerstoffhaltigem Wasser zu Grunde gehen". Aber auch von der Bachforelle kommen in jeder Laichperiode einzelne Individuen nicht zur Ablage der Geschlechtsstoffe. Barfurth schließt, wie mir scheint, sehr richtig, daß es solche Exemplare sind, welche spät reif werden. Da sich die Laichzeit bei den Forellen vom Oktober bis Januar ausdehnt, können spät reif werdende Weibchen nicht mehr zum Ablaichen kommen, weil entweder die Jahreszeit, die Temperatur und die Beschaffenheit des Wassers zu ungünstig sind, oder weil ihnen die zum Ablaichen erforderlichen Genossen des anderen Geschlechts fehlten. In diesen Fällen sterben nun aber die Forellen nicht an den Folgen des Nichtablaichens, dagegen verderben sehr bald die nicht zur Ablage gelangten reifen Geschlechtsprodukte und zerfallen in eine fettige, körnige Masse, die in den nächsten Monaten allmählich wieder aufgesogen und dem Organismus nutzbar gemacht wird.

Ähnliche Verhältnisse scheinen bei wirbellosen Tieren wiederzukehren. Auch hier scheint die Entleerung der reifen Geschlechtsprodukte erst infolge eines geschlechtlichen Reizes hervorgerufen zu werden. Daher findet zur Laichzeit wohl allgemein ein Zusammenschaaren der getrennt geschlechtlichen Tiere statt.

---

1) Pflüger, Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflüger's Archiv, Bd. XXIX.

2) Barfurth, Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXVII, 1886.

Daß bei der Eiablage ein Geschlechtsreiz wirkt, geht wohl aus folgenden Beobachtungen hervor: Wenn man in einem Gefäß mit Meerwasser eine größere Anzahl Seeigel zusammenhält, so werden alsbald die Weibchen ihre Eier auszustoßen beginnen, sowie ein Männchen Samen entleert, so daß das Wasser etwas getrübt wird; dagegen behalten sie die Geschlechtsstoffe bei sich, wenn sie in der Gefangenschaft isoliert gehalten werden.

In ähnlicher Weise berichtet FOL [1]) von Carmarina hastata, einer Meduse. Wenn in einem Seewasseraquarium sich eine größere Anzahl dieser Tiere in geschlechtsreifem Zustand befand, so brauchte nur ein Männchen seinen Samen auszuwerfen, um bald auch alle Weibchen zur Ablage ihrer Eier zu veranlassen.

Die hier eingeschalteten Betrachtungen können uns zur Lösung der oben aufgeworfenen Frage dienen. Bei den von uns untersuchten zwei Echinodermenarten war bei den meisten Individuen im März und April die Reife der Geschlechtsprodukte schon seit einiger Zeit, wahrscheinlich mehreren Wochen, eingetreten. Nach den Angaben von GRAEFFE sollen ja zu dieser Zeit Strongylocentrotus und Echinus microtuberculatus gewöhnlich laichen, und sollen im Auftrieb viele Echinodermenlarven zu finden sein. Durch den warmen Februar war vielleicht in diesem Jahr die Reife der Eier sogar noch etwas beschleunigt worden. Infolge des im März einsetzenden Nachwinters und der starken Abkühlung des Meerwassers wurde das Laichgeschäft gestört, und der Geschlechtstrieb, der sich in dem Zusammenschaaren der Individuen einer Art äußert, unterdrückt. Männchen und Weibchen behielten die reifen Geschlechtsprodukte über die Zeit bei sich; daher die auffallend prall gefüllten Eierstöcke vieler Exemplare von Echinus microtuberculatus.

Reife Geschlechtsprodukte haben aber, wenn es nicht zur Befruchtung kommt, nur eine beschränkte Lebensdauer und müssen schließlich verderben, wie oben bei Fröschen und Forellen nachnachgewiesen wurde. Ihr Absterben wird nicht plötzlich eintreten; Eier und Samenfäden werden zuerst geschwächt und krankhaft verändert werden, ehe das Leben in ihnen ganz erlischt. Es besteht also ein Stadium der abnehmenden Lebensenergie reifer Geschlechtsprodukte, für welches wir den Namen der Überreife einführen wollen.

---

1) FOL, Die erste Entwickelung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschrift, Bd. VII.

In diesem Zustand befanden sich meiner Meinung nach infolge des durch klimatische Verhältnisse unterdrückten Laichgeschäftes sehr viele Exemplare der beiden Seeigelarten, die während der Monate März und April 1887 von uns in Triest untersucht wurden. Es sind also die nach Vornahme der Befruchtung im Innern des Eies sich abspielenden abnormen Erscheinungen, wie sie in den vorausgegangenen Blättern dargestellt wurden, durch Überreife des Eies bedingt worden.

Mit dieser Erklärung fällt auch Licht auf einzelne Besonderheiten der mitgeteilten Befunde. Sehr strotzend gefüllte Eierstöcke von Echinus microtuberculatus lieferten das ungünstigste Resultat, weil hier wahrscheinlich auf der Höhe der Geschlechtsreife die ungünstigen Bedingungen einsetzten, welche die Ablage verhinderten. Schwach gefüllte Eierstöcke erwiesen sich als besser, weil hier das reife Material wohl schon vor dem Umschlag der Witterung entleert war, und in der Folgezeit neue Eier nachgereift waren. Gutes Material endlich fand sich auch bei Tieren, bei denen überhaupt die Reife der Geschlechtsprodukte etwas später erfolgt war und daher eine Überreife sich noch nicht hatte geltend machen können.

Mit den beobachteten Erscheinungen harmoniert auch eine Mitteilung, welche uns der Inspektor der zoologischen Station in Triest, Herr Dr. Graeffe, gemacht hat, die Mitteilung nämlich, daß er in den Monaten März und April im pelagischen Auftrieb keine Echinodermenlarven gefunden hat, während sie in anderen Jahren zahlreich vorkommen.

Wenn der von mir entwickelte Gedankengang richtig ist, so würde ein Punkt noch eine genauere Prüfung wohl verdienen. Vorderhand muß es nämlich unentschieden bleiben, ob die Erscheinungen der Überreife bei den Seeigeln nur durch die besonderen Verhältnisse des Frühjahrs 1887 hervorgerufen worden sind, oder ob es sich hier um Erscheinungen handelt, die in den Übergangsmonaten in den nördlichen Teilen der Adria regelmäßig wiederkehren. Ich erinnere daran, daß man in südlicheren Teilen des Mittelmeeres, wie in Messina und Neapel, während des ganzen Winters und Frühjahrs den Stronyglocentrotus lividus und vielleicht auch den Echinus microtuberculatus geschlechtsreif findet. Wie Fol aus seinen Beobachtungen und den Mitteilungen der Fischer glaubt schließen zu müssen, laichen die Seeigel oftmals hintereinander in monatlichen Zwischenräumen, welche genügen würden,

damit an Stelle der entleerten Eier wieder junger Nachwuchs heranreift. In Triest beginnt die Laichzeit erst im März und April. Es wäre aber möglich, daß vielleicht schon im Januar und Februar Eizellen reifen, aber infolge der kalten Wassertemperatur nicht abgelegt werden, sondern wieder zerfallen und aufgesaugt werden, bis eine normale Thätigkeit der Geschlechtsdrüse mit der wärmeren Jahreszeit möglich wird.

In dieser oder jener Richtung wird sich vielleicht eine Erklärung für das auffallende Verhältnis finden lassen, daß dieselbe Tierart, welche weiter südlich im Mittelmeer den ganzen Winter über laicht, in Triest mit diesem Geschäft erst im März oder April beginnt. Eine nähere Untersuchung, welche sich ja ohne jede Schwierigkeit durchführen ließe, wäre gewiß von nicht geringem biologischen Interesse.

Ehe ich dieses Kapitel abschließe, will ich noch auf den Unterschied zwischen den weiblichen und männlichen Geschlechtsprodukten in Bezug auf die Überreife aufmerksam machen. Offenbar verharrt der reife Samen, auch wenn er nicht entleert wird, viel längere Zeit in einem brauchbaren Zustand, als es die Eier thun. Denn in Triest haben wir niemals unter den Seeigeln Männchen mit reifem Samen angetroffen, der seine Fähigkeit zu befruchten eingebüßt hätte. Es harmoniert dies vollständig mit der von uns durch viele Experimente festgestellten Thatsache, daß die Samenfäden gegen äußere Agentien chemischer Natur, gegen hohe und niedere Temperaturgrade, eine viel größere Widerstandskraft als die leicht veränderlichen reifen Eier besitzen. Eine Ausnahme bei den Echinodermen macht nur der Einfluß des Meerwassers. In letzterem erhalten sich unbefruchtete Eier längere Zeit lebenskräftig als die Samenfäden. Hiervon abgesehen, kann man sagen, daß das Ei unter veränderten Bedingungen eher Schaden leidet als der Samen.

Dies gilt auch für den Fall, daß die Samenfäden bei Tieren mit innerer Befruchtung infolge stattgehabter Kopulation in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt worden sind. So behält nach den Angaben von Dzierzon, v. Siebold und Leuckart der Samen im Receptaculum seminis der Bienenkönigin, die überhaupt nur einmal begattet wird, mindestens drei Jahre lang die Fähigkeit zu befruchten. Bei Fledermäusen geschieht die Begattung schon im Herbst, der Samen bleibt den ganzen Winter durch in

der Gebärmutter lebend und befruchtet erst im Frühjahr die jetzt reifenden und aus dem Eierstock sich ablösenden Eier. Das Huhn kann noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahnes befruchtete Eier legen.

Zweites Kapitel.

Verhalten der Geschlechtsprodukte gegen Kälte.

In einer vorausgegangenen Abhandlung wurde in dem Kapitel, welches von der Beeinflussung der Geschlechtsprodukte durch thermische Veränderungen handelt, nur der Einfluß erhöhter Temperaturen auf die Eier geprüft, dagegen von Experimenten mit herabgesetzter Temperatur durch Kältemischungen Abstand genommen. Ich bin jetzt in der Lage, diese Lücke auszufüllen, was mir um so erwünschter ist, als die Kälteeinwirkung interessantere Ergebnisse als die Wärmeeinwirkung liefert. Denn die Kälte ist ein Mittel, welches sehr rasch die Lebensfunktionen des Protoplasmas aufhebt, ohne sie auf die Dauer zu schädigen, wie es die Wärme thut.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß ich eine Kältemischung durch Vermengung von kleingeschlagenen Eisstückchen und Kochsalz bereitete. In dieselbe wurde ein größeres Gefäß mit Meerwasser gestellt, welches nach kurzer Zeit, wie ein eingetauchtes Thermometer zeigte, eine Temperatur von 2—3° C unter 0 annahm. Infolgedessen bildete sich auch allmählich an den Wandungen des Gefäßes eine fingerdicke Schicht von Eiskrystallen. In das so auf —2 bis —3° abgekühlte Gefäß wurden kleine mit Meerwasser gefüllte Reagensröhrchen gebracht, welche das zum Experiment gewählte Eimaterial enthielten und bei ihrer geringen Größe die Temperatur ihrer Umgebung rasch annahmen. Zuweilen begannen sich auch in ihnen Eiskrystalle abzusondern.

Drei verschiedene Versuchsreihen wurden angestellt. Erstens wurden die Eier vor der Befruchtung auf —3° C längere Zeit abgekühlt und dann befruchtet, zweitens fand die Abkühlung wenige Minuten nach der Besamung statt, drittens versuchte ich einzelne Stadien der zur ersten Teilung führenden inneren Prozesse durch die Kälte zu beeinflussen.

Erste Versuchsreihe.

Abkühlung der Eier vor der Befruchtung.

Frisch entleerte Eier von Strongylocentrotus lividus wurden auf 5 Röhrchen verteilt und in der oben angegebenen Weise in die Kältemischung von —2 bis —3° C gebracht. Die 5 Partieen wurden nach 15 Minuten, nach 30, nach 60, nach 105 und nach 120 Minuten in der Weise befruchtet, daß etwas besamtes Wasser zu jedem Röhrchen hinzugesetzt wurde.

Bei dem ersten Versuch sieht man bei der sofort vorgenommenen Untersuchung die Samenfäden in Bewegung. Die Eihaut wird in normaler Weise abgehoben. An jedem Ei bildet sich ein großer, deutlich wahrnehmbarer Empfängnishügel aus. Schon nach 10 Minuten wird an der Eintrittsstelle des Samenfadens eine schwache Strahlung erkennbar.

15 Minuten nach der Befruchtung wurde ein Teil des Materials, welches während dieser Zeit in die Kältemischung nicht wieder zurückgebracht worden war, zum Zweck genauerer Untersuchung abgetötet. Bei Durchmusterung der Kanadabalsampräparate läßt sich leicht feststellen, daß mit wenigen Ausnahmen, wo 2 oder 3 Samenfäden eingedrungen sind, die Eier nur einfach befruchtet sind. Eine Eihaut hat sich überall gebildet (Fig. 13) und auch vom Dotter etwas abgehoben. Der Empfängnishügel hat sich, trotzdem eine Viertelstunde nach Eintritt des Samenfadens verflossen ist, nicht zurückgebildet. Er zeichnet sich durch eine ganz auffallende Größe und Breite aus und ist einem in Entstehung begriffenen Richtungskörper außerordentlich ähnlich. Er schließt noch den Kopf des eingedrungenen Samenfadens ein, der seine Form nicht verändert hat und einer Spitzkugel gleicht, deren Spitze meist nach der Mitte des Dotters gerichtet ist. In den seltenen Fällen, in denen 2 oder 3 Empfängnishügel entstanden sind, ist in jedem der Kopf eines Samenfadens nachzuweisen.

Der zweite Teil der Eier wurde 30 Minuten in der Kältemischung von —3° C abgekühlt und dann befruchtet. Die eine Viertelstunde später vorgenommene Untersuchung lehrt, daß jetzt die Eihaut zwar noch ausgeschieden worden, aber von der Oberfläche des Dotters nur wenig abgehoben und anstatt glatt gespannt etwas gefaltet ist (Fig. 14). Dasselbe bestätigt sich auch an Eiern, die 25 Minuten nach der Befruchtung konserviert wurden. Diese sind zum Teil mehrfach befruchtet. Von 10 Eiern, die genau durchmustert wurden, enthielten 4 nur einen Samen-

kern, 4 andere dagegen 2, und 2 Eier endlich 3 Samenkerne. Die Gesamtzahl der in 10 Eier eingedrungenen Samenfäden betrug daher 18. Die Empfängnishügel sind außerordentlich groß, wie Richtungskörper (Fig. 14 und 15), und schließen, trotzdem 25 Minuten nach dem Samenzusatz verflossen sind, noch die Köpfe der eingedrungenen Samenfäden ein.

Die dritte Partie wurde nach einstündigem Aufenthalt in der Kältemischung befruchtet, noch 30 Minuten lang in derselben gelassen und zu drei Versuchen verwandt.

Beim ersten Versuch wurde ein Eiquantum direkt in Pikrinessigsäure eingelegt. Jetzt ist weder eine Eihaut, noch sind Empfängnishügel nachweisbar. Wegen dieses letzteren Umstandes, und da die eingedrungenen Samenfäden sehr oberflächlich in der Dotterrinde liegen, ist ihre Anzahl nicht leicht festzustellen. In manchen Eiern konnte 1 Samenkern, in anderen konnten 2, 3 oder zuweilen selbst 10 Samenkerne, welche noch vollständig die Form der Spermatozoenköpfe besaßen, gezählt werden. Bei den meisten Eiern jedoch ließ sich nicht entscheiden, ob überhaupt in ihrer Dotterrinde ein Samenkern vorhanden war. Ist in diesen Fällen eine Befruchtung noch nicht erfolgt, weil beide Geschlechtsprodukte durch die Kälte in einen lähmungsartigen Zustand versetzt worden waren? Mir scheint dies der Fall zu sein und aus folgender Erscheinung geschlossen werden zu können. Wenn man aus der Kältemischung die mit Samen vermischten Eier sofort auf einen Objektträger bringt und bei stärkerer Vergrößerung untersucht, sieht man nirgends die Dotterhaut abgehoben. Doch bildet sich dieselbe, wenn man einige Zeit wartet, noch nachträglich bei einem Teil der Eier. Diese waren wahrscheinlich, als sie auf den Objektträger gebracht wurden, noch unbefruchtet. Die Befruchtung trat hier erst mit der Erwärmung des Wassers und dann unter Abhebung der Dotterhaut ein. Die Reizbarkeit des Protoplasmas kehrt nämlich nach der Abkühlung sehr rasch wieder zurück, wie man hieraus und noch aus vielen anderen Versuchen ersehen wird. So entsteht auch an den Objektträgerpräparaten nach 10 Minuten eine deutliche Plasmastrahlung an Stellen, wo sich ein Samenkern befindet, und zwar sind ihrer mehrere in den meisten Eiern vorhanden, mag sich nun die Eihaut abgehoben haben oder nicht. Es ist also meistens Überfruchtung eingetreten.

Beim zweiten Versuch wurde das Röhrchen mit einem Rest der Eier, nachdem es aus der Kältemischung entfernt worden war, noch eine halbe Stunde im warmen Zimmer stehen gelassen,

damit sich das Wasser allmählich erwärme. Die Folge davon war, daß im Protoplasma an allen Stellen, wo Samenfäden eingedrungen waren, Strahlungen entstanden. Es war daher jetzt ein Leichtes, in allen Eiern Samenkerne nachzuweisen, unter denen häufig schon einer mit dem Eikern verschmolzen war. Die beim ersten Versuch unbefruchtet gebliebenen Eier waren hier also noch nachbefruchtet worden. Unter 10 Eiern enthielten

3 Eier 4 Samenfäden,
1 Ei 3 „
5 Eier 2 „
1 Ei 1 Samenfaden.

In 10 Eier waren mithin 26 Samenfäden eingedrungen, so daß durchschnittlich auf je ein Ei zwei und ein halber Samenfaden kommen.

Beim dritten Versuch wurden die Eier aus der Kältemischung in ein Uhrschälchen gebracht, und nachdem ihnen noch einmal frische Samenflüssigkeit zugesetzt worden war, wurden sie nach Ablauf einer Viertelstunde abgetötet. In diesem Falle ist eine sehr hochgradige Überfruchtung erzielt worden. Fast alle Eier enthielten zahlreiche Samenkerne, welche entweder in der Eirinde oder nahe an dem Eikern lagen. Manche Eier waren ganz durchsetzt von ihnen. So waren in 10 Eier, die genauer untersucht worden waren, im ganzen 108 Samenfäden eingedrungen:

1 Ei enthielt 30 Samenkerne,
1 „ „ 12 „
2 Eier enthielten 11 Samenkerne,
2 „ „ 9 „
2 „ „ 7 „
2 „ „ 6 „

Im Durchschnitt kommen auf 1 Ei 11 Samenkerne.

Ein Vergleich mit den 2 anderen Versuchen lehrt, daß infolge der Erwärmung und des Zusatzes frischer Samenfäden nicht nur die früher unbefruchtet gebliebenen Eier noch vielfach befruchtet worden, sondern auch in die schon befruchteten Eier abermals Samenfäden eingedrungen sind. Es ist dies möglich, weil infolge der längere Zeit angewandten Abkühlung die Membranbildung nach dem Samenzusatz unterdrückt worden war. Einer neuen Invasion war damit das Thor geöffnet.

Ferner lehrt der Versuch, daß für das Zustandekommen einer Überfruchtung die absolute Kältestarre nicht der günstigste Zeitpunkt ist. Günstiger ist vielmehr die der Kältestarre vor-

ausgehende Phase, wo noch ein geringer Grad von Erregbarkeit des Protoplasmas besteht. Am geeignetsten aber glaube ich den Zeitpunkt halten zu müssen, wo bei eintretender Erwärmung das Protoplasma aus der Kältestarre gleichsam zu erwachen und seine Erregbarkeit allmählich wieder zu erlangen beginnt.

Die vierte Partie Eier wurde zwei Stunden lang in der Kältemischung abgekühlt, darauf befruchtet, nach weiteren 20 Minuten aus der Kältemischung herausgenommen und in verschiedener Weise weiter untersucht. Erstens wurden die Eier sofort im lebenden Zustand bei starker Vergrößerung betrachtet. Es zeigte sich hierbei, daß die Samenfäden noch beweglich waren, daß sich nirgends weder eine Eihaut, noch Empfängnishügel noch Strahlungen gebildet hatten. Doch wurden letztere allmählich in größerer Anzahl, wenn auch nur wenig sichtbar, nachdem die Eier eine Viertelstunde auf dem Objektträger verweilt und sich in dieser Zeit etwas erwärmt hatten. In keinem Fall hat sich eine Dotterhaut abgehoben.

Zweitens war ein Teil der Eier in Pikrinessigsäure eingelegt worden. An diesen ließ sich die Anzahl der eingedrungenen Samenfäden, wenn auch nicht ganz genau, bestimmen. Denn da die Köpfe der letzteren ganz oberflächlich in der Dotterrinde eingeschlossen waren und ihre Form noch unverändert beibehalten hatten, konnten leicht einige übersehen werden, zumal auch die Empfängnishügel fehlten. Bei 10 Eiern, die genau durchmustert worden waren, wurden gefunden: 1 Samenkern in 3 Eiern,
2 Samenkerne in 3 Eiern,
4 „ „ 3 „
5 „ „ 1 Ei.

In 10 Eier waren also 26 Samenfäden eingedrungen.

Drittens wurde einer Anzahl Eier, nachdem sie aus der Kältemischung genommen worden waren, etwas besamtes Wasser zum zweiten Male hinzugefügt. Nach einer halben Stunde waren viele Strahlungen in ihnen deutlich zu sehen. Doch war auch hier die Bildung einer Eihaut und von Befruchtungshügeln unterblieben. An dem eingelegten Material ließ sich die Anzahl der eingedrungenen Samenkerne, die zu dieser Zeit schon bläschenförmig geworden waren, leicht bestimmen. Sie war wieder viel bedeutender als bei dem nur einmal befruchteten Material. Denn in 10 Eiern ließen sich 80 Samenkerne zählen:
in 1 Ei 12 Samenkerne,
„ 2 Eiern 11 Samenkerne,

in 1 Ei 9 Samenkerne,
„ 3 Eiern 8 Samenkerne,
„ 2 „ 6 „
„ 1 Ei 1 Samenkern.

Auf 1 Ei kommen also durchschnittlich 8 Samenkerne.

Fassen wir die Ergebnisse der mitgeteilten Versuchsreihen zusammen.

Die Eier der Seeigel können eine mehrstündige Abkühlung auf —2 bis —3° C. vertragen, eine Temperatur, bei welcher sich Eiskrystalle im Meerwasser auszuscheiden beginnen. Während der Abkühlung werden die Lebensfunktionen des Protoplasmas allmählich herabgesetzt, bis ein Zustand völliger Kältestarre eingetreten ist. Es giebt sich dies zu erkennen in einer Veränderung der verschiedenen Erscheinungen, von welchen der Befruchtungsvorgang normaler Weise begleitet wird, nämlich in der Entwickelung der Dotterhaut, der Empfängnishügel, der Zahl der eindringenden Samenfäden und der Strahlenbildung im Protoplasma.

Die Dotterhaut wird in der ersten Viertelstunde der Abkühlung bei dem Zusatz des Samens noch ausgeschieden und auch von der Oberfläche des Dotters gut abgehoben. Nach einer halben Stunde wird sie nur in unvollkommener Weise gebildet, sie legt sich in Falten, hebt sich nur wenig von der Oberfläche des Eies ab. Noch später unterbleibt ihre Ausscheidung ganz, auch das befruchtete Ei ist hüllenlos.

Die Empfängnishügel verändern sich ebenso unter dem Einfluß der zunehmenden Kältestarre. In der ersten halben Stunde erheben sie sich in abnormer Weise an der Eintrittsstelle des Samenfadens als weit vorragende Hügel, während sonst nur kleine fein zugespitzte Protoplasmakegel entstehen. Anstatt wie diese nach ihrer Entstehung rasch wieder eingezogen zu werden, ausgestreckten Pseudopodien gleich, bleiben sie unverändert noch längere Zeit an der Oberfläche des Eies hervorstehen, als befände sich das Protoplasma in einem lähmungsartigen Zustand. Mit Zunahme der Kältestarre werden die Empfängnishügel erst breiter und niedriger; darauf werden sie überhaupt nicht mehr gebildet, da das Protoplasma das Reaktionsvermögen gegen den Reiz des eindringenden Samenfadens verloren hat.

Von den verschiedenen Stadien der Kältestarre wird drittens die Anzahl der Samenfäden, welche sich in das Ei einzubohren vermögen, beeinflußt. Bei Beginn der Abkühlung erfolgt einfache Befruchtung, nach einer halben Stunde dringen schon in

viele Eier 2—4 Samenfäden ein. Dann kömmt ein Stadium (zweite Stunde der Abkühlung), auf dem infolge völliger Kältestarre die Eier unbefruchtet bleiben, da die Samenfäden sich offenbar schwerer in den Dotter, der nicht mehr reagiert, einzubohren vermögen. Auf einem Absterben beruht diese Erscheinung nicht; denn sowie die Eier auf dem Objektträger nur wenig erwärmt werden, tritt bei ihnen noch Mehrfachbefruchtung und sogar unter Abheben einer Dotterhaut ein.

Am raschesten von allen Reizerscheinungen wird die Strahlenbildung im Protoplasma beeinflußt. Denn sie erlischt schon auf den ersten Stadien der Abkühlung, stellt sich allerdings bei eintretender Erwärmung auch rasch wieder ein.

Zweite Versuchsreihe.

Abkühlung der Eier nach eben stattgefundener Besamung.

Um die Veränderungen zu verfolgen, welche die inneren Befruchtungsvorgänge infolge längere Zeit dauernder Abkühlung erleiden, wurde eine besondere Reihe von Versuchen angestellt. Eier von Strongylocentrotus wurden in normaler Weise befruchtet und 5 Minuten nach dem Zusatz des Samens während $1^1/_2$ Stunde in die Kältemischung gebracht. Aus dieser wurden sie herausgenommen, damit bei Zimmertemperatur das Wasser sich wieder langsam erwärmte, und schließlich in drei verschiedenen Intervallen, nach 10, nach 40 und nach mehr Minuten in Pikrinessigsäure eingelegt.

Nach 10 Minuten zeigen die Eier bei weit abgehobener Dotterhaut einen außergewöhnlich großen Empfängnishügel (Fig. 16), und noch in demselben oder nur wenig entfernt von ihm (Fig. 17) den Samenkern. Dieser hat daher während der ganzen Zeitdauer der Abkühlung $1^1/_2$ Stunde lang seinen Platz im Ei kaum verändert. Dagegen besitzt er die Form vom Kopf des Samenfadens nicht mehr, er hat sich etwas vergrößert, ist zu einem ovalen, gleichmäßig gefärbten Körper geworden und hat sich mit einem körnchenfreien Hof umgeben.

Nach 40 Minuten findet man an den Eiern noch den Empfängnishügel vor (Fig. 18), aber der Samenkern hat seinen Ort verändert. Entweder liegt er in großer Nähe des Eikerns, oder er sitzt dem Eikern als kleine Calotte (Fig. 19) dicht auf, oder er hat sich dem ersteren noch dichter angeschmiegt (Fig. 20) und stellt eine Scheibe dar, die sich nur durch ihre dunkle Färbung

in Boraxkarmin von der Substanz des Eikerns unterscheiden läßt. In der Umgebung des Samenkerns ist die Strahlung nur sehr wenig ausgeprägt.

In den noch später abgetöteten Eiern ist der Furchungskern schon in Vorbereitung zur Teilung: entweder ist er ziemlich erheblich vergrößert und etwas oval geworden und an 2 Polen mit deutlich ausgeprägten Strahlungen versehen, oder es hat sich schon eine Spindel mit einer Äquatorialplatte gebildet.

Einen Einblick in die Veränderungen, welche die Samenkerne infolge von Abkühlung erfahren, gewährten auch die Eier, welche zu den Versuchen im vorausgegangenen Abschnitt gedient hatten, wenn sie auf späteren Stadien untersucht wurden. So verliefen bei dem Material, welches zu dem ersten und zweiten Versuch gedient hatte, die inneren Befruchtungserscheinungen in normaler Weise, wenn auch sehr verlangsamt. Da die Kälteeinwirkung in dem einen Falle nur eine Viertel-, in dem anderen Falle eine halbe Stunde gedauert hatte, so war beim Zusatz des Samens einfache Befruchtung erfolgt. Die Eier verweilten darauf noch einige Zeit in der Kältemischung, wurden dann zum Teil eine halbe, zum Teil eine ganze Stunde im warmen Zimmer stehen gelassen. In beiden Fällen hatte sich der Samenkern dem Eikern genähert und saß meist als kleiner Höcker seiner Oberfläche auf, von Strahlung umgeben. Der Empfängnishügel bestand noch in unveränderter Weise an der Oberfläche des Dotters fort.

Beim dritten und vierten Versuche (Seite 20—22), in welchem die Kälte eine und zwei Stunden eingewirkt und mehr oder minder starke Überfruchtung hervorgerufen hatte, gehen allmählich die Samenkerne tiefergreifende Metamorphosen ein, wenn sich das Wasser wieder etwas erwärmt. Sie werden von einem undeutlich begrenzten hellen Hof umgeben, um welchen das Protoplasma ein strahliges Gefüge annimmt. Die chromatische Substanz vergrößert sich, verliert ihre glatte Oberfläche und streckt kleine Fortsätze auf der Oberfläche aus, wie ein amöboider Körper oder wie ein rotes Blutkörperchen in Stechapfelform (Fig. 21—23). Auf einem weiteren Stadium nimmt sie immer mehr eine lockere Beschaffenheit an und geht in gewundene Fäden über, die mit kurzen Seitenästchen und Höckern besetzt sind (Fig. 24, 25).

Endlich bilden die Samenkerne kleine, ziemlich gut konturierte Bläschen, in deren Flüssigkeitshöhle ein chromatisches Netzwerk entweder central angehäuft oder mehr gleichmäßig ausgebreitet ist (Fig. 26). Die am weitesten entwickelten Samenkerne

sind nicht mehr von einer einfachen, sondern einer doppelten Strahlung eingeschlossen und daher in Umwandlung zu einer kleinen Kernspindel begriffen (Fig. 27).

Dritte Versuchsreihe.

Abkühlung der Eier auf einzelnen Stadien der Kernteilung.

Da niedere Kältegrade ein vorzügliches Mittel sind, sofort alle Bewegungserscheinungen im Protoplasma zum Stillstand zu bringen, so habe ich es mit Erfolg auch bei den einzelnen Stadien des Kernteilungsprozesses angewandt und auf diese Weise die Kernteilungsfiguren abzuändern versucht. Es gelingt dies in nicht geringem Maße. Von Wichtigkeit ist dabei wieder die Zeitdauer, in welcher die Kälte einwirkt.

A) Einwirkung der Kälte auf kurze Zeit.

Eier von Strongylocentrotus wurden teils 40, teils 80, teils 105 Minuten nach Vornahme der Befruchtung während einer Viertelstunde in die Kältemischung gebracht. Die erste Folge davon ist, daß in kurzer Zeit alle Strahlenfiguren im Protoplasma unterdrückt werden. Man erkennt nur noch den Ort derselben, indem der Mittelpunkt der Strahlung als eine helle körnchenfreie Stelle im Protoplasma fortbestehen bleibt. Aber die charakteristische radiäre Anordnung der Dotterteilchen ist vollständig geschwunden.

Nach 40 Minuten traf ich in der Mehrzahl der Eier einen großen Furchungskern von einem hellen Hof oder Strahlung umgeben und konnte an ihm in der Regel noch eine Sonderung der vom Eikern und der vom Samenkern herrührenden Substanzen infolge einer verschiedenartigen Karminfärbung wahrnehmen (Taf. IX, Fig. 1). Der Furchungskern zeigte erstens ein ungefärbtes Gerüst, welches auf den Eikern zurückzuführen ist und einen kleinen nucleolusartigen Körper einschließt, und zweitens in Karmin gefärbte Fäden, welche an einer Stelle seiner Oberfläche in einem Haufen zusammenliegen. Letztere stammen auf Grund von Befunden, welche schon früher bei andern Versuchen erhalten und beschrieben wurden, von der Substanz des eingedrungenen Samenfadens her. In einzelnen Eiern sind beide Geschlechtskerne noch nicht verschmolzen, aber dicht zusammengelagert (Fig. 2). In diesem Fall hat sich der Samenkern zu einem ziemlich ansehnlichen Bläschen vergrößert, in welchem die färbbare Substanz zu einem feinen Fadenwerk angeordnet ist.

Als die Eier 80 Minuten nach der Befruchtung in die Kälte-

mischung gebracht wurden, waren sie bald mehr, bald weniger weit in Umbildung zur Hantelfigur begriffen. Bei einem kleinen Teil der Eier ist der Furchungskern noch als ein deutlich konturiertes Bläschen erhalten (Fig. 3), durchsetzt von einem ungefärbten Fadenwerk, dem hie und da gefärbte Körnchen anliegen. Welcher Teil der Substanz vom Samenfaden abstammt, ist jetzt nicht mehr zu unterscheiden. Der Furchungskern ist an zwei Stellen etwas abgeplattet. Sie bezeichnen die Pole des Kerns, an welchen sich die Polstrahlungen wieder unter dem Einfluß der Kälte zurückgebildet und an ihrer Stelle zwei Anhäufungen homogenen Protoplasmas zurückgelassen haben. Den beiden etwas abgeplatteten Polseiten des Kerns liegt unmittelbar etwas feinkörnige Substanz an, die eine etwas dunklere Färbung als ihre Umgebung besitzt. Sie entspricht meiner Meinung nach der von van Beneden bei Nematodeneiern unterschiedenen Attraktionssphäre und dem in ihr eingeschlossenen Polkörperchen. Letzteres war bei der angewandten Konservierungs- und Färbungsmethode nicht als gesonderter Teil zu erkennen.

An den meisten Eiern ist der bläschenförmige Kern geschwunden und in Umbildung zur Spindel begriffen. Man sieht dann eine ziemlich veränderte Kernteilungsfigur (Fig. 4). Zwischen zwei Anhäufungen homogenen Protoplasmas, welche die Stelle der Polstrahlungen bezeichnen, lagern an dem Ort, den früher der blasenförmige Kern einnahm, einzelne unregelmäßig gewundene chromatische Kernfäden, eingebettet in ein feines Gerüst ungefärbter Substanz.

Das Material, welches 105 Minuten nach der Befruchtung abgekühlt wurde, zeigt uns die Eier teils auf der Höhe des Hantelstadiums, teils schon am Anfang der Zweiteilung. Hier sind die Kernfiguren ebenso in erheblicher Weise durch die Kälte modifiziert worden. Wie die drei nebeneinander stehenden Figuren lehren (Fig. 5, 6, 7), ist auch jetzt nicht die geringste Spur von Spindelfasern zu sehen. Sie haben sich ebenso wie das strahlige Gefüge des Protoplasmas an den Polen rückgebildet. Die Gegend der beiden Polstrahlungen ist durch Ansammlung von etwas körnchenfreiem Protoplasma bezeichnet. Zwischen denselben liegt die in Karmin dunkel gefärbte chromatische Substanz. Entweder besteht dieselbe noch aus einem einfachen Streifen von mehreren Kernschleifen (Fig. 5), den Chromosomen Boveri's, oder, wenn die Teilung schon weitere Fortschritte gemacht hat, aus zwei in geringem Abstand voneinander parallel gelagerten Streifen

(Fig. 6). In beiden Fällen haben die Chromosomen im ganzen ihre normale Form beibehalten. Fig. 7 rührt von einem Ei her, welches sich schon an seiner Oberfläche einzuschnüren beginnt; an Stelle der Chromosomen trifft man hier 2 Haufen kleiner Kernvakuolen, welche aus den ersteren durch Imbibition mit Kernsaft entstanden sind. Beachtung verdienen endlich noch die Ansammlungen homogenen Protoplasmas, welche den Hantelköpfen entsprechen. In der Mitte derselben befindet sich eine feinkörnige Substanz, die an Karminpräparaten durch eine wenig dunklere Färbung erkennbar wird. In der Mitte des Hantelstadiums bildet sie einen kugligen Ballen (Fig. 5), vor Eintritt der Furchung einen schmalen Streifen, welcher der Kernplatte parallel gerichtet ist (Fig. 6). In Figur 7 ist der Streifen auf dem optischen Durchschnitt gesehen. Die feinkörnige Substanz nimmt die Stelle der Attraktionssphären und der in diesen gelegenen Polkörperchen ein und fand schon bei Figur 3 Erwähnung.

Fassen wir die Veränderungen zusammen, welche bei kurzer Wirkung der Kälte an den Kernfiguren hervorgerufen werden, so betreffen dieselben hauptsächlich zwei Strukturen. Erstens bilden sich die Protoplasmastrahlungen an den beiden Polen des bläschenförmigen Kerns oder der Spindel zurück, und zweitens werden die Spindelfasern vollständig unkenntlich. Mit einem Wort, es wird der ganze achromatische Teil der Kernfigur vernichtet, während der chromatische aus Kernfäden (Chromosomen) bestehende Teil geringfügigere Veränderungen erleidet.

Über die Polkörperchen kann ich nichts mitteilen, da sie leider nicht zur Anschauung gebracht werden konnten.

Die Wirkung der Kältestarre war indessen in den eben beschriebenen Versuchen eine rasch vorübergehende. Denn wenn die Eier aus der Kältemischung in einen Tropfen Wasser auf den Objektträger gebracht wurden, so genügten schon 5—10 Minuten, damit die beiden Polstrahlungen (z. B. auf dem Hantelstadium) in der ursprünglichen Schärfe wiederkehrten. Bald kam es dann auch zur regelrechten Teilung und normalen Weiterentwickelung.

B) Länger fortgesetzte Einwirkung der Kälte.

Intensivere Veränderungen wurden an den Kernteilungsfiguren durch längere Einwirkung der Kälte hervorgerufen, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht.

Von Eiern, die sich auf dem Hantelstadium befanden, wurde

eine Partie $2^1/_4$ Stunde, eine andere Partie sogar $3^3/_4$ Stunde in einer Kältemischung auf — 2° C abgekühlt. Von jeder Partie wurden Eier, nachdem sie aus der Kältemischung herausgenommen worden waren, zu verschiedenen Zeiten teils im lebenden Zustand untersucht, teils nachdem sie in Pikrinessigsäure konserviert und mit Boraxkarmin gefärbt worden waren.

a) Eier, die $2^1/_4$ Stunde auf — 2° C abgekühlt worden waren.

Was die $2^1/_4$ Stunde abgekühlten Eier betrifft, so wurde ein Teil derselben, nachdem er aus der Kältemischung herausgenommen worden war, sofort in Pikrinessigsäure eingelegt. Die achromatische Figur ist in derselben Weise verändert, wie schon oben beschrieben wurde (Fig. 9). Strahlung und Spindelfäden sind geschwunden. In den zwei feinkörnigen, kugeligen Körpern, die von einer homogeneren Protoplasmahülle umschlossen werden, erkennt man die schon oben erwähnten beiden Attraktionssphären.

Die chromatische Figur ist im Vergleich zu den Eiern, die nur kurze Zeit in der Kältemischung gelassen worden waren, stark verändert (Fig. 9, Fig. 8 *a. d. e.*). Die einzelnen Chromosomen, die im normalen Zustand feine, kurze, meist hakenförmig umgekrümmte Fäden darstellen, sind verdickt und aufgequollen; dabei sind sie näher aneinandergerückt und häufig zusammen verschmolzen. Sie können dann einen verästelten, mit Höckern und Fortsätzen bedeckten Körper erzeugen, der sich einer mit vielen verzweigten Pseudopodien bedeckten Amöbe vergleichen läßt. In einzelnen Eiern, bei denen die Veränderung infolge der Kälte am weitesten vorgeschritten war, waren alle Chromosomen zu einem kompakten, mit einzelnen Höckern bedeckten Chromatinkörper gleichsam zusammengeflossen (Fig. 8 *b*, *c*).

Um zu sehen, was aus derartig umgeänderten Kernfiguren weiterhin wird, wurde ein zweiter Teil der Eier, nachdem er aus der Kältemischung genommen war, noch $^3/_4$ Stunde im warmen Zimmer stehen gelassen. In dieser Zeit sind die Eier trotz der hochgradigen Veränderung, die sich an ihnen feststellen ließ, aufs neue in den Teilungsprozeß eingetreten. Derselbe spielt sich bei einem Teil der Objekte auch jetzt noch in normaler Weise ab, indem bald nach dem Aufhören der Kältestarre die einzelnen Kernteile sich wieder zu der regelmäßigen Kernfigur, wie sie vor dem Experiment bestanden hatte, auf direktem Wege anordnen. Hier hat die Kälte gewissermaßen nur als Hemmung gewirkt. Der

Teilungsprozeß setzt einfach an dem Punkte wieder ein, an welchem er durch die Kälte zum Stillstand gebracht worden war. Um die beiden Attraktionssphären nimmt der Dotter wieder ein strahliges Gefüge an; zwischen den beiden Strahlungen treten wieder die Spindelfasern hervor; auf der Oberfläche derselben bilden sich aus der chromatischen Substanz die Chromosomen in typischer Anordnung. So geht Figur 9 auf direktem Wege wieder in Figur 10 über. Diese rührt von einem Ei her, welches $^{3}/_{4}$ Stunde nach Herausnahme aus der Kältemischung abgetötet und konserviert worden war. Andere Eier waren im normalen Teilungsprozeß sogar schon weiter fortgeschritten und begannen sich entweder einzuschnüren oder waren schon in zwei gleich große Teilstücke zerlegt.

In der Mehrzahl der Fälle ist indessen der weitere Verlauf des neu anhebenden Teilungsprozesses ein mehr oder minder gestörter und in verschiedener Weise modifizierter. Die längere Zeit fortgesetzte intensivere Abkühlung hat hier nicht nur hemmend, sondern dabei auch schädigend und tiefer abändernd auf die Funktion und Struktur von Protoplasma und Kern eingewirkt. Die Kernteile gehen erst nach einer Ruhepause, welche je nach dem Grad der Schädigung kürzer oder länger ausfällt, vom normalen Kernteilungsprozeß abweichende Neubildungen ein, um schließlich doch auf Umwegen wieder in einen Zustand zu geraten, welcher sie zur Teilung geeignet macht.

Zum Studium dieser Verhältnisse diente konserviertes Material. Dasselbe bot verschiedenartige Befunde dar, von denen einige in den Figuren 11—17 wiedergegeben sind.

In Figur 11 ist aus der chromatischen Substanz, die sich nach dem Aufhören der Kältestarre in dem in Figur 8 und 9 abgebildeten Zustand befand, ein Knäuel feiner gewundener Chromatinfäden hervorgegangen. Zu beiden Seiten desselben liegen zwei durch Spindelfasern verbundene Strahlungen. Von diesem Zustand ist der Übergang zur Kernfigur, wie sie durch die Kälteeinwirkung unterdrückt worden war, und zum normalen Weitergang der Teilung ein sehr einfacher. Denn es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß die Figur 11, wenn sie sich weiter zu verändern fortfährt, in die Figur 10 übergehen wird. Damit dies geschieht, braucht sich ja nur aus dem Knäuel eine große Anzahl abgeteilter Chromatinschleifen zu bilden und in der charakteristischen Weise zwischen den beiden Polstrahlungen anzuordnen.

Eine größere Abweichung von der normalen Weiterentwick-

lßun ergeben die Figuren 12, 13 und 14. Denn hier ist in der Eizelle an Stelle zweier Strahlungen nur eine einzige weit ausgedehnte Strahlung entstanden. In die Ursache zu dieser auffälligen Abänderung bedaure ich keinen Einblick gewonnen zu haben. Es würde dies wohl möglich gewesen sein, wenn ich die Polkörperchen durch geeignete Färbemethoden hätte wahrnehmbar machen und ihre Veränderungen unter dem Einfluß der Kältestarre verfolgen können. Die chromatische Substanz liegt an einer Stelle der Strahlenfigur oberflächlich an. In Figur 14 erscheint sie als ein lockeres Netz feiner Chromatinfäden. Auf einem weiteren Entwickelungsstadium befindet sie sich in den Figuren 12 und 13. Denn aus dem Fadenwerk sind hier wieder die charakteristischen feinen Chromatinschleifen entstanden und haben sich in einem gebogenen Streifen an der Oberfläche der Strahlenfigur angeordnet. Bald liegen die Schleifen dichter, wie in Figur 12 und 13, bald aber auch ziemlich weit auseinander, so daß sie zuweilen fast einen Halbkreis um die Strahlung beschreiben. Von Spindelfasern konnte ich an diesen Figuren nichts wahrnehmen, glaube aber, daß die Verhältnisse in diesem Falle ebenso sind, wie sie in der vorhergegangenen Abhandlung auf Seite 51 beschrieben worden sind, d. h. es wird auch hier eine Halbspindel vorhanden sein, deren Spitze zum Mittelpunkt der Strahlung, deren Basis zu den Chromatinschleifen reicht. Man könnte dann auch diese Form als Fächerkern bezeichnen.

Aus der einfachen Strahlung scheint später eine Doppelstrahlung zu werden, welche noch zu regulärer Teilung führt. Denn man findet bei dem aus der Kältemischung genommenen und im warmen Zimmer stehenden Material bei jeder späteren Untersuchung noch geraume Zeit Eier, die sich teilen oder nahe vor dem Teilungsakt stehen. Um zu erfahren, wie die Umwandlung geschieht, wäre ein genaueres Studium der Polkörperchen wohl erforderlich. Manche Präparate machten mir den Eindruck, als ob eine Teilung der einfachen Strahlung stattfände, an anderen Eiern wiederum sah ich neben der ersten größeren noch eine zweite sehr kleine Strahlung in geringer Entfernung auftreten (Fig. 17). Zur Klarlegung des Vorgangs müßte eben die Entstehung des zweiten Polkörperchens nachgewiesen werden.

Von demselben Eimaterial, welches die auf den letzten Seiten beschriebenen Präparate geliefert hat, rühren auch die in Figur 15 und 16 abgebildeten Befunde her. Sie sind Beispiele für die größte Veränderung, welche durch die Kältestarre und die Nach-

wirkung derselben veranlaßt worden ist. Aus der Spindel, welche im Ei schon gebildet war zur Zeit, als das Versuchsmaterial in die Kältemischung gebracht wurde, ist hier wieder ein bläschenförmiger Kern mit einem Chromatingerüst geworden. Derselbe ist von der chromatischen Substanz, wie sie in den Figuren 8 und 9 abgebildet wurde, durch Aufnahme von Kernsaft abzuleiten. Ein ähnlicher Vorgang wurde schon früher von uns bei den Versuchen mit stärkeren Chininlösungen beobachtet. Wenn befruchtete Eier, in denen sich der Kern schon zu einer Spindel verwandelt hatte, 20 Minuten in eine 0,05 $^0/_0$ige Chininlösung eingelegt wurden, so bildete sich die Kernspindel wieder zurück, und anstatt dessen wurde im Dotter nach einiger Zeit wieder ein großer bläschenförmiger Kern vorgefunden, der meist von 4 Strahlungen umgeben war (S. 88) und später in eine komplizierte Teilungsfigur wieder überging. Auch bei dem Eimaterial, welches einer starken Abkühlung ausgesetzt gewesen war, bereitet sich der bläschenförmig gewordene Kern wieder zu neuer Teilung vor, was sich aus der in seiner Umgebung auftauchenden Strahlung schließen läßt. In manchen Eiern ist die Strahlenfigur nur eine einfache (Fig. 15), in andern dagegen eine doppelte (Fig. 16).

Ein dritter Teil der Eier wurde nach der Kältebehandlung noch $1^1/_4$ Stunde lang im warmen Zimmer stehen gelassen. Die Unterschiede in der Entwickelung der einzelnen Eier sind jetzt noch größer als früher geworden. Während eine kleine Anzahl schon in zwei oder selbst in vier Stücke zerfallen ist, zeigen andere eine normale Spindel mit Doppelstrahlung, andere wieder zeigen nur eine einzige große Strahlung, wie schon oben beschrieben wurde, und in ihrer Umgebung mehrere weit auseinander gelegene Chromatinschleifen. Ziemlich häufig endlich finden sich Eier, welche in ihrer Entwickelung weit zurück sind und wie oben einen ovalen blasenförmigen Kern (Fig. 18) mit einem Chromatingerüst und zwei Polstrahlungen besitzen. Der bläschenförmige Kern ist jetzt aber nicht unerheblich größer geworden, als er in den Präparaten war, welche von dem zweiten Teil der Eier angefertigt wurden (Fig. 16).

b) Eier, welche $3^3/_4$ Stunde auf -2^0 C abgekühlt worden waren.

Infolge der langen Einwirkung der Kälte auf die Eier hatte der Dotter, wie es auch bei längerer Einwirkung anderer Reagentien geschieht, eine grob granulierte Beschaffenheit angenommen. Trotzdem war nach einer halben Stunde, während welcher das

Material im warmen Zimmer gestanden hatte, fast überall wieder eine deutliche Strahlenfigur im Dotter aufgetreten. Nach $^3/_4$ Stunde wurde daher ein Teil der Eier abgetötet. Meist findet man jetzt anstatt der Hantelfigur, die vor der Kältewirkung bestanden hatte, ein kleines Netzwerk von Chromatinfäden, in dessen Umgebung der Dotter wieder ein strahliges Gefüge angenommen hat. Andere Eier enthalten in ähnlicher Weise, wie es für die zweite Partie beschrieben wurde, eine einzige deutliche Strahlung und zerstreut liegende Chromatinschleifen, die in einem Halbring angeordnet sind (Fächerkern); in anderen endlich ist es schon wieder zur Bildung einer normalen Spindel mit scharf ausgeprägter Doppelstrahlung gekommen.

Ein Rest des Materials wurde nach $1^3/_4$ Stunde eingelegt. Bei einer kleinen Anzahl von Eiern ist jetzt regelrechte Zweiteilung eingetreten; bei den meisten finden sich ähnliche verschiedenartige Kernbilder, wie sie oben beschrieben wurden. Auch bläschenförmige Kerne mit zwei Polstrahlungen kommen hier und da vor.

Drittes Kapitel.

Färbung der lebenden Zellsubstanz durch Methylenblau.

Nachdem schon früher durch Brandt [1]) die Färbung von lebendem Protoplasma niederer Organismen durch Bismarckbraun und Hämatoxylin entdeckt worden war, hat vor einigen Jahren Pfeffer [2]) ausgedehnte Untersuchungen über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende pflanzliche Zellen veröffentlicht. Von ihnen ausgehend, stellte ich auch nach dieser Richtung einige Versuche an den Eiern der Echinodermen an, wobei ich mich aber allein auf die Verwendung von Methylenblau beschränkt habe. Es wurde eine Lösung dieser Anilinfarbe in Meerwasser angewandt, welche, auf weißem Grunde betrachtet, einen violetten Schimmer zeigte. Der Prozentgehalt an Farbstoff wurde nicht genauer bestimmt.

1) Brandt, K., Biologisches Centralblatt, Bd. I, 1881, und Monographie der koloniebildenden Radiolarien in Fauna und Flora des Golfs von Neapel, 1885.

2) Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botanischen Institut in Tübingen, Bd. II, Leipzig 1886.

Wenn unbefruchtete Eier von Strongylocentrotus lividus in die Methylenblaulösung gebracht wurden, waren einige schon nach einer halben Stunde dunkelviolett, andere mehr oder minder heller gefärbt. Die Eier haben daher eine große Neigung, den Farbstoff aus der dünnen Lösung anzuziehen und in sich aufzuspeichern, so daß sie in sehr kurzer Zeit ein viel intensiveres Kolorit annehmen, als sie die Flüssigkeit besitzt. Bei längerem Verweilen in derselben sehen sie schließlich tief dunkelblau aus: der Farbstoff ist im ganzen Dotter, mit Ausnahme des Zellkerns, der ungefärbt bleibt, gleichmäßig diffus verteilt.

Bei Pflanzen findet die Aufspeicherung im Zellsaft statt, der ganz dunkelblau aussehen kann, während das ihn einschließende und in seinen Lebensfunktionen nicht geschädigte Protoplasma hell bleibt. Eine besonders starke Aufspeicherung in einzelnen Zellkörnchen macht sich an meinem Objekt nicht bemerkbar, wie es von OSCAR SCHULTZE [1]) für junge Froschlarven, die in sehr verdünnten, wässerigen Lösungen von Methylenblau Tage lang gezüchtet wurden, beschrieben worden ist. Nach 8 Tagen sind diese tiefblau gefärbt bei ungestörtem Wohlbefinden. Der Farbstoff ist hierbei in einzelnen Körnchen der Zellen (Zellgranula SCHULTZE's, Bioblasten ALTMANN's) abgelagert.

In meinem Versuch wurden die Eier nach einer halben Stunde in frisches reines Meerwasser übertragen und befruchtet. Bei Zusatz des Samens hob sich sofort bei allen Eiern, selbst bei den ganz intensiv gebläuten, die Dotterhaut weit ab. Trotzdem waren sie durch die Farbstoffspeicherung mehr oder minder geschädigt, denn in die meisten waren viele Samenfäden eingedrungen. Dies wurde besonders später deutlich, als sich im Protoplasma zahlreiche Strahlenfiguren entwickelten.

Der Farbstoff wirkt daher selbst in dünnen Lösungen viel schädlicher auf die Lebensthätigkeit des Eies ein als Morphium, Strychnin und Nikotin. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß er selbst aus dünnen Lösungen begierig aufgenommen und aufgespeichert wird und dann in stärkerer Konzentration schädigt.

Um die Eier in normalem Zustand zu erhalten, muß man sie, sowie sie ganz matt violett gefärbt sind, aus der Farbstofflösung nehmen und in frisches Wasser bringen. Dann lassen sie sich zum größten Teil einfach befruchten und entwickeln sich in nor-

1) O. SCHULTZE, Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anatomischer Anzeiger, 1887, p. 684.

maler Weise weiter. Aus einer so behandelten Partie Eier waren am andern Tage Blastulae entstanden, deren Zellen noch das vor der Befruchtung aufgenommene Methylenblau enthielten. Dieses war aber nicht mehr gleichmäßig verteilt; es hatte sich nur in der Basis der Zellen angesammelt, während das flimmerntragende Ende farblos war. Die Höhle der Blastula war daher auf dem optischen Durchschnitt von einem dunkelviolett gefärbten Streifen eingeschlossen. Auch zeigte der die Höhle ausfüllende Gallertkern violette Färbung, und ebenso sind die Wanderzellen, welche auf einem späteren Stadium in die Gallerte eindringen, mit Methylenblau beladen.

Eine zweite Reihe von Versuchen wurde mit Eiern ausgeführt, welche zuerst um 9 Uhr 40 Min. befruchtet und dann nach Ablauf von 20 Minuten, in 4 Portionen geteilt, in 4 verschieden starke Lösungen von Methylenblau auf eine halbe Stunde gebracht wurden. Die stärkste Lösung, die wir mit I bezeichnen wollen, sah hellviolett aus, aus ihr wurden durch doppelte, vierfache und achtfache Verdünnung drei weitere Lösungen (II, III und IV) hergestellt, von denen die dünnste nahezu farblos aussah.

Nach einer halben Stunde wurden die Eier, die in verschiedenem Grade matt blau gefärbt waren, in reines Meerwasser gebracht; sie zeigten in ihrem Innern um den Kern deutliche Strahlung. Auch nahm die Entwickelung ihren weiteren Fortgang, aber in sehr verlangsamter Weise. Während bei frischem Material gewöhnlich nach 2 Stunden die erste Teilung beendet ist, waren hier um 12 Uhr 15 Minuten oder $2^1/_2$ Stunde nach Vornahme der Befruchtung (9 Uhr 40 Min.) noch alle Eier ohne Ausnahme ungeteilt. Als um 3 Uhr die Untersuchung wieder aufgenommen wurde (also nach 5 Stunden 20 Min.), befanden sich jetzt erst die meisten Eier auf dem Zweiteilungsstadium, einige wenige, die besonders hell gefärbt aussahen, waren in 4, 8 oder selbst 16 Stücke zerfallen. Einige waren noch eingeteilt, ließen im Innern auch keine Strahlung erkennen und zeigten sich auch insofern noch besonders geschädigt, als ihre Oberfläche höckerig geworden war.

Am anderen Tage war ein kleiner Teil der Eier zu Blastulae umgewandelt, die aber noch aus großen Zellen zusammengesetzt waren; ein anderer Teil war in eine kleine Anzahl von Furchungskugeln zerfallen; ein Rest hatte sich überhaupt nicht weiter entwickelt.

Die zweite Partie wurde in der Lösung II auch nur eine halbe Stunde belassen, in welchem Zeitraum eine mattviolette

Färbung eingetreten war. Nach Übertragung in frisches Wasser schritt die Entwickelung viel rascher als bei der ersten Partie fort. Schon um 12 Uhr begannen sich einzelne heller gefärbte Eier zu teilen. 15 Minuten später waren die meisten geteilt, wenige noch in Einschnürung begriffen. Bei der um 3 Uhr vorgenommenen Durchmusterung zeigte sich, daß kein Ei unentwickelt geblieben, daß aber die Weiterentwickelung mit einer sehr ungleichen Energie erfolgt war. Während die meisten der mattviolett gefärbten Eier in 16 Stücke zerfallen waren, bestanden einige noch aus 8 oder 4, ja selbst aus 2 Stücken.

Noch größer war die Verschiedenheit um 6 Uhr geworden. Zum Teil fand man jetzt schon großzellige Morulae, zum Teil aber auch Eier, die erst in 4, 8 oder 16 Zellen geteilt waren. Am anderen Tage waren flimmernde Blastulae entstanden, die ebenfalls nur an den dem Gallertkern zugekehrten Enden ihrer Zellen die Methylenblaufärbung besaßen.

In der Lösung III mußten die Eier eine Stunde verweilen, damit eine mattviolette Färbung des Dotters erreicht wurde. Als sie daher erst um 11 Uhr 30 Minuten in frisches Wasser gebracht wurden, waren sie schon in das Hantelstadium eingetreten. Ihre Weiterentwickelung gestaltete sich fast genau so, wie bei der 2. Partie, die in der stärkeren Lösung II nur eine halbe Stunde verweilt hatte. Um 12 Uhr 15 Minuten waren die meisten Eier zweigeteilt und um 3 Uhr in 16 oder 32 Stücke zerfallen, mit wenigen Ausnahmen, die noch auf dem Stadium der 4- oder 8-Teilung standen. Am anderen Tage hatten sich flimmernde Blastulae entwickelt, an denen auch das Methylenblau in der oben angegebenen Weise in den Zellen verteilt war.

In der Lösung IV, an welcher ein Farbstoffzusatz kaum wahrzunehmen war, wurden die Eier ganz belassen. Um 12 Uhr hatten sie eine nur wenig bemerkbare Violettfärbung angenommen und waren schon in 2 Stücke geteilt. Ihre weitere Entwickelung verlief in der Farbflüssigkeit zwar nur ein wenig langsamer als bei gleichzeitig befruchteten Eiern, die zum Vergleich sich in reinem Meerwasser befanden; doch traten auch hier beim Versuchsmaterial einige größere Unterschiede in der Entwickelung hervor, dadurch veranlaßt, daß einzelne Eier mehr Farbstoff in sich aufgespeichert und eine dunkler violette Färbung angenommen hatten als die meisten Eier, die durchschnittlich sehr hell gefärbt blieben. Die ersteren waren erst 4- oder 8-teilig, während letztere schon aus 32 oder 64 Zellen bestanden.

Am anderen Tage, an welchem eine Erneuerung der Farbstoffflüssigkeit auch nicht vorgenommen worden war, hatten sich flimmernde Blastulae entwickelt mit etwas dunklerer Methylenblaufärbung als beim 2. und 3. Versuch. Die Höhle der Flimmerkugel war auf dem optischen Durchschnitt von einem deutlich violett gefärbten Ring umgeben. Nur die Basis der Flimmerzellen war gefärbt. Färbung zeigten auch die in die Gallerte eingewanderten Mesenchymzellen.

Die Ergebnisse aus den mitgeteilten Versuchen lassen sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen: Die Eier nehmen aus Lösungen von Methylenblau den Farbstoff begierig in sich auf, bis sie in stärkeren Lösungen in kurzer Zeit, in sehr verdünnten Lösungen nach längerem Verweilen ein tiefblaues Kolorit gewonnen haben. Zwischen Eiern, die sich in derselben Lösung befinden, prägen sich Verschiedenheiten aus, indem einzelne rascher als die anderen den Farbstoff in sich aufspeichern. Je nach dem Grade der Farbstoffspeicherung sind die Eier in ihrer Lebensthätigkeit geschwächt. Während Eier, deren Dotter nur einen violetten Schimmer gewonnen hat, sich nur wenig langsamer als normale Eier bis zur Flimmerkugel entwickeln, wird bei stärkeren Graden der Färbung der Teilungsprozeß entsprechend verlangsamt und bei einem hohen Grad der Farbstoffspeicherung ganz aufgehoben. Gefärbte Eier, in reines Meerwasser übertragen, halten noch längere Zeit mit einer gewissen Energie den Farbstoff fest. Auf dem Blastulastadium häuft sich der Farbstoff an der Basis der Flimmerzellen an.

Viertes Kapitel.

Parthenogenese bei Seesternen.

Im Jahre 1876 veröffentlichte Greeff [1]) die interessante Entdeckung, daß bei Asteracanthion rubens sich einzelne Eier auch ohne Befruchtung auf parthenogenetischem Wege entwickeln können. Nach den Angaben Greeff's war ein Irrtum wohl nicht

1) R. Greeff, Über den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg, 1876, Nr. 5.

anzunehmen. Denn erstens war zu der Zeit, als die parthenogenetische Entwickelung beobachtet wurde, die Reife der männlichen Geschlechtsprodukte noch nicht eingetreten; die Samenfäden waren unbeweglich und befruchteten daher auch nicht, wenn sie zu den Eiern hinzugefügt wurden. Zweitens ergab sich ein sehr erheblicher Unterschied in der Entwickelung zwischen parthenogenetischen und zwischen befruchteten Eiern. Denn während bei diesen die erste Furchung schon nach 1—2 Stunden eintrat, erfolgte sie bei jenen erst nach 10—12 Stunden. Aus den sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern konnte GREEFF bewimperte Gastrulalarven ziehen, welche sich im Wasser lebhaft fortbewegten und mehrere Tage in den Zuchtgläsern am Leben erhalten ließen.

Gleich nach dem Bekanntwerden dieser Entdeckung hoffte ich an dem günstigen Untersuchungsobjekt über die feineren am Kern sich abspielenden Veränderungen bei der Parthenogenese Aufschluß erhalten zu können. Im Dezember 1887 wandte ich daher während eines mehrmonatlichen Aufenthalts in Messina ein besonderes Augenmerk den ersten Entwickelungsprozessen am Ei von Asteracanthion (Asterias glacialis) zu. Wie ich aber schon damals veröffentlicht habe [1]), wollte es mir trotz vielfach variierter Versuche nicht gelingen, GREEFF's Angaben bestätigt zu finden. „Ich habe kleine Mengen von Eiern aus reifen Ovarien entleert, in große Gefäße mit frischem Meerwasser gebracht und sich selbst überlassen. Bei anderen Versuchen erneuerte ich das Wasser von Zeit zu Zeit halb oder brachte den KOCH'schen Durchlüftungsapparat in Anwendung. In allen Fällen war das Resultat das gleiche. Die Eier entwickelten sich bis zur Bildung des Eikerns. Dieser zeigte nach längerer Zeit Veränderungen, welche wohl als pathologische zu deuten sind. Er vergrößerte sich mehr und mehr und erreichte fast den Umfang des früheren Keimbläschens, dann begannen nach 10—15 Stunden die Eier abzusterben und zu zerfallen. Nur hier und da habe ich zuweilen unter Hunderten von Eiern ein zweigeteiltes angetroffen." Zu demselben negativen Ergebnis ist FOL gelangt.

Trotzdem glaubte ich damals die Frage nach der parthenogenetischen Entwickelung der Seesterneier nicht als erledigt be-

---

1) OSKAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphologisches Jahrbuch Bd. IV, 1887.

trachten zu dürfen, da keine Gründe vorliegen, eine Fehlerquelle in den Beobachtungen von Greeff vorauszusetzen. Die Untersuchungen in Triest haben mich denn auch jetzt in die Lage gesetzt, zur Frage nach der parthenogenetischen Entwickelung der Seesterneier einige Beiträge zu liefern.

Die zoologische Station versorgte uns mit reichlichem Material von Asterias glacialis und namentlich von Astropecten. Zahlreich geöffnete Tiere enthielten aber stets im März und April, in welchen Monaten nach den Angaben von Greeff die genannten Seesternarten in Triest laichen, noch unreife Geschlechtsprodukte, obwohl ihre Geschlechtsdrüsen meist schon die volle Größe erreicht hatten. Männliche Tiere wurden nur sehr selten gebracht. Ihr Samen war noch unbeweglich. Die Eier hatten die volle Größe erreicht, waren aber noch unreif; denn wenn sie durch Schütteln der freipräparirten Eierstöcke in das Meerwasser entleert wurden, begann das Keimbläschen nicht zu schrumpfen und sich zur Richtungsspindel umzuwandeln; es blieb erhalten, bis daß der Zerfall der Eier eintrat. Nur eine kleine Anzahl von ihnen machte eine Ausnahme und begann zu reifen oder sogar Ansätze zu einer parthenogenetischen Entwickelung zu zeigen. Nachdem die Richtungskörperbildung abgelaufen war, kam es bei ihnen nicht zur Entstehung eines ruhenden Eikerns; anstatt dessen bildeten sich Doppelstrahlungen aus. Nach einiger Zeit veränderten die Eier ihre Form, schnürten sich ein, wenn auch meist in sehr unregelmäßiger Weise, und teilten sich schließlich in eine kleine Anzahl von Embryonalzellen, die sich durch sehr ungleiche Größe und unregelmäßige Form auszeichneten. Der ganze Verlauf der Entwickelung war jedenfalls ein pathologischer. Dies gab sich außer in der ungleichen Größe der Zellen auch noch darin kund, daß sich neben ihnen einzelne größere und kleinere kernlose Dotterkugeln durch Abschnürung gebildet hatten.

Ab und zu wurde in den Zuchtgläsern indessen auch ein Ei vorgefunden, das sich bis zum Blastulastadium entwickelt hatte und ein ziemlich normales Aussehen darbot. Von einer aus einem befruchteten Ei entstandenen Blastula ließ sich diese aber sofort dadurch unterscheiden, daß sie nicht von einer Dotterhaut, die erst infolge der Befruchtung gebildet wird, umschlossen war.

Was für Vorgänge spielen sich nun im Innern der Eier ab, bei welchen es zu einer Entwickelung ohne Befruchtung gekommen war? Die genaue Prüfung dieser Frage schien mir noch besonders wünschenswert im Hinblick auf die jüngsten wichtigen Beobach-

tungen von WEISMANN und ISCHIKAWA, von BLOCHMANN und von BOVERI[1]).

WEISMANN und ISCHIKAWA konnten feststellen, daß bei allen Sommereiern von Daphniden, Ostracoden und Rotatorien, welche sich parthenogenetisch entwickeln, regelmäßig nur ein Richtungskörper hervorknospt, während im ganzen Tierreich die normale Zahl derselben sich auf 2 bis 3 beläuft. Ebenso fand BLOCHMANN bei den parthenogenetischen Sommereiern von Blattläusen nur einen Richtungskörper, ihrer zwei dagegen bei den befruchtungsbedürftigen Wintereiern. Bei der Parthenogenese soll aus der im Ei zurückbleibenden Hälfte der ersten Richtungsspindel gleich der Furchungskern hervorgehen, der, ohne eine Befruchtung erfahren zu haben, sich zur Teilung anschickt. Nach Beobachtungen von BOVERI wird nur ein einziger Richtungskörper zuweilen auch bei Nematoden gebildet. BOVERI knüpft hieran die Vermutung, daß bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern vielleicht zwei aufeinanderfolgende Teilungen eingeleitet werden, aber nur die eine wirklich zustande kommt, die andere dagegen, und zwar wohl sicher die zweite, sich im wesentlichen auf die Teilung der chromatischen Elemente beschränkt. „Vielleicht entsteht, wenigstens in manchen Fällen, noch eine zweite Richtungsspindel mit Tochterplatten, die dann in den Ruhestand zurückkehrt, oder es erfolgt nur einfach noch eine Teilung der Elemente. Es wäre dann die parthenogenetische Entwickelung nicht so aufzufassen, daß die Bildung des zweiten Richtungskörpers unterbliebe, sondern eher so, daß dieser zwar entsteht, aber im Ei zurückgehalten wird und nun sein Kern mit dem Eikern verschmilzt. Der zweite Richtungskörper würde so gewissermaßen die Rolle des Spermatozoons übernehmen, und man könnte nicht ohne Berechtigung den Satz aussprechen: Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper."

Die Eier der Seesterne, da sie einen Ansatz zu einer parthenogenetischen Entwickelung darboten, schienen mir bei ihrer vollkommenen Durchsichtigkeit ein schätzbares Untersuchungsmaterial zu sein. Schon bei genauerer Betrachtung derselben im

1) BLOCHMANN, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. XII u. a. Arbeiten. — WEISMANN, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena 1887. — WEISMANN und ISCHIKAWA, Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. — BOVERI, Zellstudien, Heft I, 1887.

lebenden Zustand fiel mir auf, daß viele Eier, welche das Keimbläschen verloren hatten und schon viele Stunden sich im Meerwasser befanden, nur einen einzigen Richtungskörper enthielten und daß bei ihnen im Innern des Dotters häufig zwei nahe beisammen oder etwas auseinander gelegene Kernbläschen oder eine in Teilung begriffene Kernspindel zu sehen waren. Zu genauerer Untersuchung wurde Material zu verschiedenen Zeiten in Prikrinessigsäure eingelegt, zwei, fünf und sieben Stunden, nachdem die Eier aus dem Ovarium in das Meerwasser entleert worden waren. Nach Färbung in Boraxkarmin ließen Balsampräparate auch die feineren Kernveränderungen erkennen.

Bei dem nach zwei Stunden eingelegten Material beobachtete ich mehrfach im Dotter nahe an der Oberfläche des Eies eine vollkommen ausgebildete Richtungsspindel und zwei deutlich entwickelte Plasmastrahlungen an ihren beiden Enden (Taf. X, Fig. 1). Die färbbaren Schleifen von Kernsubstanz waren schon in zwei Gruppen nahe den beiden Polen in nicht sehr regelmäßiger Weise angeordnet. Zuweilen lagen ein oder zwei Klümpchen von Kernsubstanz (x) in der Mitte der Spindel, zu deren Bildung sie keine Verwendung gefunden haben, wie ich schon früher für mehrere Objekte beschrieben habe (Asterias, Haemopis, Mytilus). In einem Fall fand sich noch eine isolierte dritte Strahlung in der Nähe der Richtungsspindel, welche mit ihrem einen Pol an die Oberfläche des Eies reichte.

Bei der zweiten Portion, welche nach fünf Stunden abgetötet wurde, war ein Richtungskörper entstanden, in dessen Plasma eine Gruppe von Chromatinkörnchen hervortrat (Taf. X, Fig. 2—6). Die im Ei verbliebenen Kernteile boten verschiedene Befunde dar.

Einige Eier zeigten unter der Bildungsstelle des ersten Richtungskörpers eine zweite Spindel mit zwei Strahlungen (Fig. 4).

Andere Eier, die auf einem etwas weiter vorgerückten Entwickelungsstadium sich befinden müssen, scheinen mir von besonderem Interesse zu sein, da aus den inneren Veränderungen sich schließen läßt, daß bei ihnen ein zweiter Richtungskörper nicht mehr zur Anlage kommen kann. Die hierher gehörigen Befunde boten einige Verschiedenheiten dar. Einzelne Eier (Fig. 3 u. 5) enthielten unter dem ersten Richtungskörper ein kleines, mit Chromatinkörnchen versehenes Kernbläschen, an dessen einer Seite nach der Dotterrinde zu eine Plasmastrahlung zu sehen war. Nur wenig nach dem Innern des Eies von ihm ent-

fernt, befand sich ein zweites Kernbläschen (Fig. 3) oder eine kleine Gruppe von solchen (Fig. 5), welche untereinander zu verschmelzen im Begriffe waren. Auch dieser zweite Kern war nach der dem Eicentrum zugekehrten Seite von einer Strahlung umgeben.

Bei anderen Eiern beobachtete ich unter dem ersten Richtungskörper eine Gruppe von mehreren Kernbläschen, welche von zwei Plasmastrahlungen an entgegengesetzten Seiten eingeschlossen waren (Fig. 2). Auch das kam vor, daß unter dem einzigen Richtungskörper in einer ausgeprägten Strahlung eine Anzahl Kernbläschen eingeschlossen war (Fig. 6), und daß sich in einiger Entfernung davon noch eine zweite Strahlung vorfand, in deren Umgebung jede Spur von Chromosomen oder sonstigen Kernteilen fehlte.

In anderen Fällen wieder hatten die Kernteile ihre ursprüngliche Lage unter dem ersten Richtungskörper verändert und waren tiefer nach der Mitte des Eies zu vorgerückt; hier fand sich entweder eine Gruppe von Bläschen, umgeben von deutlich ausgeprägter Plasmastrahlung oder ein undeutlich konturierter, bläschenförmiger, etwas ovaler Kern mit zwei Strahlungen an seinen beiden Polen, oder es fanden sich zwei nahe zusammengelegene, von Strahlung umgebene, bläschenförmige Kerne.

Wenn wir nach der Bedeutung dieser Befunde fragen, so lassen sich dieselben wohl in der Weise interpretieren, daß nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers in den oben beschriebenen Fällen zwar in der Regel noch eine zweite Richtungsspindel entstanden sein wird, aber nicht Veranlassung für einen zweiten Knospungsprozeß geworden ist. Anstatt dessen ist es nur zu einer Kernteilung im Innern des Eies gekommen. Es haben sich die Chromatinschleifen der zweiten Richtungsspindel in zwei Gruppen gesondert. Von diesen leiten sich die beiden bläschenförmigen Kerne her, welche unter der Austrittsstelle des ersten Richtungskörpers von Strahlung umgeben mehrfach beobachtet wurden (Fig. 3 u. 5).

In einigen Fällen scheint nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers aus den im Ei verbliebenen Kernteilen gleich ein Haufen von Kernbläschen oder ein bläschenförmiger Kern, an welchem sich zwei Strahlungen ausbilden, hervorgegangen zu sein (Fig. 2).

Als eine pathologische Erscheinung endlich betrachte ich das

Auftreten der oben erwähnten isolierten Plasmastrahlung (Fig. 6), welche keine chromatischen Kernteile einschließt.

Aus den mitgeteilten Befunden lassen sich nun leicht die Bilder herleiten, welche sowohl im frischen Zustand als an der dritten Portion der konservierten Eier (nach 7 Stunden eingelegt) wahrgenommen wurden. Häufig fand sich an der Oberfläche nur ein einziger Richtungskörper, im Centrum des Eies aber waren dicht bei einander zwei Kerne (Fig. 7) anzutreffen wie bei einem befruchteten Ei. Diese stammen offenbar von den zwei Kernen ab, die unter der Bildungsstelle des ersten Richtungskörpers aus der zweiten Richtungsspindel entstanden und dann von der Oberfläche weiter weggerückt sind. Aus ihrer Verschmelzung geht ein Kern hervor, der nicht wie der Eikern im Ruhezustand verharrt, sondern sich bald zu Teilungsprozessen anschickt.

Die Teilungen waren bei den von mir untersuchten Objekten sehr unregelmäßige und pathologische, bei dem von Greeff beobachteten Material scheinen sie sich dagegen in normaler Weise vollzogen und bis zur Entstehung normaler Blastulae geführt zu haben.

Abgesehen von den Eiern, welche den Ansatz zu einer parthenogenetischen Entwickelung erkennen ließen, waren in dem Triester Material auch Eier anzutreffen, die nach Rückbildung des Keimbläschens zwei Richtungskörper und im Dotter einen bläschenförmigen Eikern ohne Strahlung besaßen. Bei ihnen ist also eine normale Eireife eingetreten und scheint jetzt eine Weiterentwickelung ohne Befruchtung nicht mehr möglich zu sein.

Ich behalte mir vor, auf eine theoretische Würdigung dieser Verhältnisse bei anderer Gelegenheit zurückzukommen.

Tafelerklärung.

Tafel VIII.

Die Figuren 1—6 und 9—28 sind bei Ölimmersion $^1/_{18}$ Zeiss, Oc. III mit dem Abbe'schen Zeichenprisma gezeichnet. Fig. 7 und 8 bei Zeiss D, Oc. 3.

Fig. 1. Samenkern aus einem pathologischen Ei von Echinus microtuberculatus, 30 Minuten nach der Befruchtung.

Fig. 2. Nebeneinander liegender Eikern und Samenkern aus einem pathologischen Ei von E. microtuberc., 30 Minuten nach der Befruchtung.

Fig. 3—6. Samenkerne aus pathologischen Eiern von E. microtub., 1 Stunde 40 Minuten nach der Befruchtung.

Fig. 3. Zu verschiedenen Zeiten eingedrungene Samenkerne, *a* Samenkern zu einem kleinen Bläschen umgebildet, *b* größere Samenkernbläschen mit 2 Strahlungen, *c* ein Samenkern ist mit dem Eikern verschmolzen, ein zweiter Samenkern *d* liegt ihm unmittelbar an.

Fig. 4. Ein größerer bläschenförmiger Samenkern mit zwei Strahlungen.

Fig. 5. Zu großen Blasen umgewandelte Samenkerne, von denen der größere erkennen läßt, daß er aus Verschmelzung zweier Bläschen entstanden ist.

Fig. 6. Drei in einem Streifen zusammengelegene, bläschenförmige Samenkerne, von denen zwei untereinander zu verschmelzen beginnen.

Fig. 7—8. Zwei pathologische Eier von Echinus microtub., 4 Stunden 20 Minuten nach der Befruchtung bei Zeiss D, Oc. 3 gezeichnet. Das eine Ei zeigt in der Eirinde verteilte Spindeln, das andere mehrere bläschenförmige Kerne, um welche sich der Dotter in Ballen abzuschnüren beginnt.

Fig. 9—12. Kernfiguren aus pathologischen Eiern von Echinus microtub., 4 Stunden 20 Min. nach der Befruchtung, bei Olimmersion $^1/_{18}$, Zeiss Oc. III gezeichnet.

Fig. 9. Gruppe von Samenkernen, die zum Teil wohl durch Verschmelzung zu außerordentlich großen Blasen umgebildet sind.

Fig. 10. Eine einzelne außerordentlich große Kernblase mit Nucleolen.

Fig. 11 und 12. Komplizierte Kernteilungsfiguren, die aus Kernhaufen hervorgegangen sind.

Fig. 13. Eier von Strongylocentrotus lividus, 15 Minuten in Meerwasser von — 2 bis — 3° C abgekühlt und dann befruchtet, 15 Minuten nach der Befruchtung abgetötet.

Fig. 14 und 15. Eier von Strongylocentr. liv., 30 Minuten in Meerwasser von — 2 bis — 3° C abgekühlt und dann befruchtet, 25 Minuten nach der Befruchtung abgetötet.

Fig. 15 zeigt einen Empfängnishügel bei Ansicht von oben.

Fig. 16—20. Eier von Strongylocentr. liv., 5 Minuten nach der Befruchtung in Meerwasser von — 3° C, 1 Stunde 30 Minuten abgekühlt.

Fig. 16—17 zeigen den Empfängnishügel und Samenkern von Eiern, die 10 Minuten nach der Herausnahme aus der Kältemischung abgetötet wurden.

Fig. 18—20 zeigen Empfängnishügel, Ei- und Samenkern von Eiern, welche erst 40 Minuten nach der Herausnahme aus der Kältemischung in Pikrinessigsäure eingelegt wurden.

Fig. 21—25. Samenkerne von Eiern von Strongylocentr. lividus, welche eine Stunde in Meerwasser von — 3° C abgekühlt, dann befruchtet und nach weiteren 50 Minuten abgetötet wurden.

Fig. 26—28. Samenkerne von Eiern von Strongylocentr. lividus, welche 2 Stunden in Meerwasser von — 3° C abgekühlt, dann befruchtet und nach Ablauf einer Stunde abgetödtet wurden.

Tafel IX.

Fig. 1. Furchungskern von einem Ei von Strongylocentrotus, welches 40 Minuten nach der Befruchtung, 15 Minuten auf — 3° C abgekühlt und dann getötet wurde (Pikrinessigsäure).

Fig. 2. Ei- und Samenkern aus einem ebenso behandelten Ei.

Fig. 3 und 4. Kernfiguren von Eiern, die 80 Minuten nach der Befruchtung auf — 3° C 15 Minuten lang abgekühlt und dann abgetötet wurden.

Fig. 5—7. Kernfiguren von Eiern, die 105 Minuten nach der Befruchtung in eine Kältemischung von — 3° C gebracht und dann in Pikrinessigsäure konserviert wurden.

Fig. 8. Zustand der chromatischen Substanz von Eiern, welche 1 Stunde 40 Minuten nach der Befruchtung, als sie sich auf dem

Hantelstadium befanden, 2 Stunden 15 Minuten in eine Kältemischung von — 2° C gebracht und dann abgetötet wurden.

Fig. 9. Ganze Kernfigur von einem in derselben Weise behandelten Ei.

Fig. 10—17. Kernfiguren von Eiern, welche 1 Stunde 40 Minuten nach der Befruchtung in eine Kältemischung von —2° C 2 Stunden 15 Minuten gebracht und 45 Minuten nach Herausnahme aus der Kältemischung abgetödtet wurden.

Fig. 18. Kernfigur eines Eies, welches wie vorher behandelt, aber erst 1 Stunde 15 Minuten nach Herausnahme aus der Kältemischung abgetötet wurde.

Fig. 19. Kopie einer Abbildung aus einer Arbeit von Dr. SCHOTTLÄNDER: Über Kern- und Zellteilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Sechsteiliger Mutterstern mit verschiedener Spindelrichtung in Polansicht. Halbschematisch, Tafel XXII, Fig. 19.

Fig. 20. Kopie aus demselben Werk, Tafel XXII, Fig. 17. Flächenansicht eines dreiteiligen Muttersterns.

Tafel X.

Präparate von Eiern von Astropecten, die am 13. April in Meerwasser entleert und zu verschiedenen Zeiten in Pikrinessigsäure eingelegt wurden. Gezeichnet bei Zeiss Immersion J, Oc. 3.

Fig. 1. Richtungsspindel von einem Ei 2 Stunden nach der Entleerung aus dem Ovarium.

Fig. 2—6. Eier mit einem Richtungskörper, 5 Stunden nach der Entleerung aus dem Ovarium.

Fig. 7. Zwei von Strahlung umgebene bläschenförmige Kerne aus der Mitte eines Eies, welches 7 Stunden nach seiner Entleerung aus dem Ovarium nur einen Richtungskörper besaß.

Zellen-Studien.

Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung.

Von

Dr. Theodor Boveri,
Privatdozent an der Universität München,

Hierzu Tafel XI—XIII.

Die wichtige Frage, in welchem Verhältnisse Vater und Mutter zu der in der ersten Embryonalzelle vereinigten Menge von chromatischer Kernsubstanz beitragen, und in welche Beziehung die Chromatinteile beider Eltern hier zu einander treten, ist bekanntlich durch E. VAN BENEDEN (3) für das Ei von Ascaris megalocephala gelöst worden. VAN BENEDEN konnte nachweisen, daß bei diesem parasitischen Wurm die beiden Geschlechtskerne nicht miteinander verschmelzen, sondern daß die chromatische Substanz eines jeden Kerns sich in zwei, sowohl untereinander als mit denen des anderen Kerns gleiche Schleifen kontrahiert, die nun, ohne weiter in Beziehung zu einander zu treten, in die erste Furchungsspindel eingelagert und hier so halbiert werden, daß jede der beiden primären Furchungskugeln von jedem männlichen und von jedem weiblichen Chromatinkörper die eine Hälfte erhält. Damit war für diesen speziellen Fall das Problem, noch ehe es überhaupt aufgeworfen worden war, in der denkbar einfachsten Weise gelöst.

Auf die erste Frage: Wie verhalten sich väterliche und mütterliche Kernsubstanz in ihren Mengen und sichtbaren Qualitäten zu einander? lautet die Antwort: Sie sind vollkommen gleich, nicht nur in der absoluten Substanzmenge, soweit sich dies schätzen läßt, sondern auch — was vielleicht nicht weniger wichtig ist — in der Zahl, Struktur und Form der von jedem Kern gebildeten selbständigen Teilstücke, der C h r o m o s o m e n [1]). Und die zweite Frage: In welche Beziehung treten die beiden Substanzen zu

1) Ich gebrauche fortan diese von WALDEYER (42) vorgeschlagene zweckmäßige Bezeichnung.

einander? beantwortet sich damit, daß sie gänzlich voneinander isoliert bleiben, so daß wir noch von den beiden primären Furchungszellen aussagen können: es enthält jede zur einen Hälfte ausschließlich väterliche Chromosomen, zur anderen Hälfte mütterliche.

Es ist erwähnenswert, daß die hierin liegende Erkenntnis zugleich eine definitive ist, was wir von den wenigsten unserer Erfahrungen sagen können. Jedes andere gegenseitige Verhalten der beiden Substanzen, und wäre es das einfachste, z. B. paarweise Verschmelzung je eines väterlichen mit einem mütterlichen Element, hätte die weitere Frage im Gefolge: Wie geht es nun des Feineren hierbei zu? Bei dem für Ascaris megalocephala konstatierten Verhalten bleibt dagegen, für das Ei wenigstens, nichts mehr zu fragen übrig; und wenn auch zunächst die Schwierigkeit nur einfach auf die beiden Tochterzellen verlegt ist, so glaube ich es bereits sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, daß auch hier, wo nun wirklich männliche und weibliche Elemente in einem Kerngerüst vereinigt werden, doch ein jedes seine Selbständigkeit bewahrt.

Es liegt also in den bei Ascaris megalocephala festgestellten Verhältnissen etwas so Klares und Einfaches, daß man wohl zu der Vermutung berechtigt ist, es möchten dieselben in gleicher Weise auch bei allen übrigen Organismen verwirklicht sein. Ja, unsere Erfahrungen über die Vorgänge der Kernteilung scheinen mir eine solche durchgreifende Gleichartigkeit sogar unbedingt zu fordern. Denn wenn wir auf Grund vielfacher Beobachtungen annehmen müssen, daß die Zahl der Chromosomen für jede Zellenart konstant ist, und daß diese Konstanz sich durch Erbschaft erklärt, so müssen wir erwarten, daß auch das befruchtete Ei jeder Tier- und Pflanzenart eine bestimmte, durch eine konstante Zahl von Chromosomen repräsentierte Menge von Kernsubstanz enthalte, und als Folge davon, daß zur Bildung dieser Menge die beiden das befruchtete Ei zusammensetzenden Geschlechtszellen in bestimmtem Verhältnis beitragen. Und da nun das Getrenntbleiben der beiden Geschlechtskerne im Ascariden-Ei so sichtbarlich den durch die Karyokinese erreichten Zweck erkennen läßt, daß jede Tochterzelle genau den gleichen Anteil an der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz erhalten soll, so müssen wir wohl auch für alle anderen Fälle ein Gleiches voraussetzen.

Was bis jetzt über die Befruchtungsvorgänge im Tier- und Pflanzenreich ermittelt werden konnte, ist überdies einer solchen

Annahme entschieden günstig. So konnte CARNOY (20) dem Pferdespulwurm vier andere Nematoden (Spiroptera strumosa, Filaroides mustelarum, Ophiostomum mucronatum und Coronilla sp.?) an die Seite stellen, welche in dem Verhalten der Geschlechtskerne bei der Befruchtung — abgesehen von der wechselnden Zahl der Chromosomen — vollkommen mit dem erstgenannten übereinstimmen. So hat, lange vor VAN BENEDEN, MARK (35) in seinen vorzüglichen Untersuchungen am Ei von Limax campestris Erscheinungen beschrieben und gezeichnet, welche keinen Zweifel darüber lassen, daß auch hier die Chromosomen der ersten Furchungsspindel als zum einen Teil rein väterliche, zum anderen Teil rein mütterliche aus den nicht verschmelzenden Geschlechtskernen hervorgehen. Und endlich findet sich schon in den grundlegenden Abhandlungen von O. HERTWIG (28—30) und FOL (25) der Befruchtungsvorgang für einige Eier in einer Weise beschrieben, welche nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse fast mit Sicherheit darauf schließen läßt, daß auch in diesen Fällen die Kerne nicht verschmelzen, sondern daß erst die im Ei- und Spermakern getrennt gebildeten Chromosomen in der Spindel vereinigt werden. Ich werde auf diesen Punkt unten ausführlicher zurückzukommen haben.

Auch jene Fälle, für welche eine Verschmelzung der beiden Kerne zu einem einheitlichen, ruhenden, ersten Furchungskern festgestellt ist, können der Annahme einer prinzipiellen Übereinstimmung mit Ascaris megalocephala nicht hinderlich sein. Was zunächst die relativen Mengen der väterlichen und mütterlichen Chromatinsubstanz betrifft, so ist für jene Eier, in denen Ei- und Spermakern im Bläschenzustand miteinander verschmelzen, vielfach hervorgehoben worden, daß die Kerne weder in ihrer Struktur, noch in ihrer Größe zu unterscheiden seien; und gerade für einen der extremsten Fälle von Ungleichheit der beiden Kerne, wie er im Echinodermen-Ei vorliegt, hat O. HERTWIG (30) gezeigt, daß es sich hier nur um verschiedene Entwickelungszustände der Kerne handelt, und daß auch hier der Spermakern, wenn er schon in das reifende Ei eingeführt worden ist, zu einem dem Eikern völlig identischen Gebilde heranwächst.

Schließlich wäre aber auch eine verschiedene Menge väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz, wofür vielleicht die Resultate von PLATNER (36) am Ei von Arion und die von BOEHM (9) am Neunaugen-Ei sprechen könnten, nicht auffallend, wofern nur für *jede Spezies* ein bestimmtes Verhältnis gewahrt bliebe; ja, es

könnte, wie bereits STRASBURGER (40) hervorgehoben hat, ein verschieden großer Anteil der beiden Eltern an der Kernsubstanz des Kindes sogar zur Erklärung mancher Vererbungsthatsachen geeignet erscheinen.

In Bezug auf das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins bei der Kernverschmelzung ist keine Thatsache bekannt, die der Annahme, daß auch im einheitlichen ersten Furchungskern männliche und weibliche Teile gesondert bleiben, Schwierigkeiten bereiten könnte. Im Gegenteil lassen sogar die Beobachtungen von PLATNER kaum einen Zweifel, daß im ersten Furchungskern von Arion die väterlichen und mütterlichen Chromatinteile ihre Selbständigkeit vollkommen bewahren; und wenn in allen übrigen untersuchten Fällen ein solcher Nachweis nicht zu führen war, so kann dies eine vollkommen genügende Erklärung darin finden, daß wir die männlichen und weiblichen Teile eben nur so lange auseinanderhalten können, als sie räumlich voneinander getrennt oder zeitlich im Entwickelungszustand voneinander verschieden sind, nicht aber an sich, auf Grund in ihnen selbst gelegener unterscheidender Merkmale.

Es schien mir nun, daß auch für diese letzten, einer direkten Beurteilung nicht zugänglichen Fälle ein Weg bestehe, um entweder mit viel größerer Wahrscheinlichkeit als der der Analogie eine Übereinstimmung mit dem durch Ascaris megalocephala repräsentierten Verhalten darzuthun, oder umgekehrt zu beweisen, daß sie sich diesem Schema nicht unterordnen lassen.

Durch die Vergleichung der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden Chromosomen nach Zahl und Lagerung mit denjenigen, welche den Kern gebildet haben, Untersuchungen, die zuerst von RABL (39) und dann von mir (15) angestellt worden sind, ist es gewiß sehr wahrscheinlich geworden, daß die einzelnen der Zelle bei ihrer Entstehung zugeteilten Chromosomen in dem scheinbar einheitlichen Kerngerüst doch ihre volle Selbständigkeit bewahren. Ist aber diese Hypothese richtig — und ich glaubte für dieselbe noch eine Reihe weiterer Gründe beibringen zu können — dann ist auch das Selbständigbleiben der männlichen und weiblichen Bestandteile im einheitlichen ruhenden Furchungskern nicht zu bezweifeln, es müssen, gerade so wie bei Ascaris megalocephala, die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein männlich, zum anderen rein weiblich sein. Allein mit dieser Art der Beweisführung durfte ich mich nicht begnügen; denn es können auch in jenen Fällen, wo es zur Bildung eines ruhenden

ersten Furchungskernes kommt, Thatsachen ermittelt werden, welche, je nachdem sie sich ergeben, mit dem vorausgesetzten Verhalten verträglich sind oder nicht.

Der Eikern entsteht aus den im Ei verbleibenden Chromosomen der zweiten Richtungsspindel, deren Zahl sich feststellen läßt. Bleiben diese Elemente im Eikern und im ersten Furchungskern selbständig, dann müssen sie in der gleichen Zahl als rein mütterliche Chromosomen in der ersten Furchungsspindel wieder erscheinen, während die übrigen vom Vater stammen. Und wenn nun, wie bei Ascaris megalocephala, Vater und Mutter die gleiche Zahl von Kernelementen liefern, so müssen in der ersten Furchungsspindel doppelt so viel Elemente vorhanden sein als in der inneren Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel. Weiterhin lassen sich, wie die Untersuchungen von FOL (25) und den Brüdern HERTWIG (32) gelehrt haben, in den Echinodermeneiern und wahrscheinlich auch in anderen durch das Hervorrufen polyspermer Befruchtung selbständige Spermakerne zur Bildung karyokinetischer Figuren anregen, auf welche Weise bestimmt werden kann, wie viel Kernelemente der Spermakern für sich allein liefert. Und diese Zahl muß, wenn unsere Voraussetzungen richtig sein sollen, zu der Chromosomenzahl der zweiten Richtungsspindel addiert, die Zahl der Elemente in der ersten Furchungsspindel ergeben. Für jene Fälle endlich, wo eine solche selbständige Entwickelung des Spermakerns nicht zu erzielen ist, konnte vielleicht mit gleichem Erfolg das Studium der Spermatogenese herangezogen werden, indem die Elementzahl in den letzten Teilungen der Spermatocyten mit der Chromosomenzahl des Spermakerns gleich sein oder wenigstens in einem einfachen Verhältnis stehen müßte.

Auf diese Weise schien mir die Frage, sei es mit dem einen, sei es mit dem andern Resultat gelöst werden zu können, und unter diesen Gesichtspunkten beschloß ich, bei einem Aufenthalt am Meer die Arbeit zu unternehmen.

Bei der Wahl der Objekte war vor allem die Jahreszeit maßgebend, sodann der Wunsch, Repräsentanten möglichst verschiedener Typen zu studieren, endlich die Beschränkung auf Eier, welche alle in Betracht kommenden Verhältnisse in toto überblicken lassen.

Nachdem ich an Echinodermeneiern als den für experimentelle Beeinflussung günstigsten in der oben bezeichneten Weise meine Untersuchungen begonnen hatte, und zwar durchaus mit dem erwarteten Erfolg, zeigte sich beim Studium anderer Eier

(Pterotrachea, Sagitta), daß hier der eingeschlagene Weg ganz überflüssig sei, indem sich diese Eier genau so wie das von Ascaris megalocephala verhalten, was ich allerdings schon nach den Beschreibungen von O. HERTWIG und FOL halb und halb erwartet hatte. Nachdem ein gleiches Verhalten auch für Carinaria, Phyllirhoë und Cionia sich ergeben hatte, bot sich mir in dem Ei der Meduse Tiara ein Objekt dar, wo bei Verschmelzung eines homogenen Spermakerns mit einem ruhenden Eikern doch ein Selbständigbleiben der in gleicher Zahl vorhandenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen nachgewiesen werden konnte. Und als ich nun von diesem wichtigen Fall wieder zu den Echinodermeneiern zurückkehrte, da ließ sich für diese, wenn auch nur unter gewissen Umständen, direkt ein gleiches Verhalten feststellen.

Sonach konnte auf die Ausführung der Hypothese von der Individualität der Chromosomen verzichtet werden, indem jetzt umgekehrt die gefundenen Verhältnisse mit als starke Stütze für jene Hypothese verwendet werden können.

Was die Untersuchungsmethode anbelangt, so habe ich die Echinodermeneier zum Teil in Pikrinessigsäure gehärtet und mit Boraxkarmin gefärbt, im übrigen habe ich fast ausschließlich mit dem SCHNEIDER'schen Essigkarmin gearbeitet. Diese Konservierungs- und Färbungsflüssigkeit hat mir für das Studium der chromatischen Substanz vorzügliche Dienste geleistet. Ich will zwar nicht in Abrede stellen, daß man vielleicht mit anderen Methoden ein Gleiches erreichen könnte, überdies mit besserer Erhaltung der übrigen Zellstrukturen; allein bei einem kurzen Aufenthalt am Meer, wo man sich mit oft langwierigen Versuchen nicht aufhalten kann und überdies zu befürchten ist, daß man ein Objekt nicht noch einmal bekommt, ist das SCHNEIDER'sche Karmin, das zur Darstellung der Chromosomen überall mit dem gleichen vorzüglichen Erfolg gebraucht werden kann, ein unersetzliches Mittel.

Ich habe dasselbe in der Weise angewendet, daß ich, nachdem die unter dem Mikroskop in ihrer Entwickelung verfolgten lebenden Eier das gewünschte Stadium erreicht hatten, das Essigkarmin an den Rand des Deckglases setzte und auf der anderen Seite mit Fließpapier absaugte, bis das Ei ringsum von der konzentrierten Farbstofflö[illegible] war. Je nach der Größe der

Eier ließ ich den Farbstoff kürzere oder längere Zeit (5 bis 30 Minuten) einwirken (ein mehr als genügendes Verweilen der Eier in der Farbe schadet nicht) und saugte dann in der gleichen Weise Eisessig durch, bis dieser klar erschien. Der Eisessig entfärbt alle Teile mit Ausnahme der Chromosomen sehr rasch, ohne diese selbst Stunden lang merklich anzugreifen. Außerdem verursacht er eine sehr wünschenswerte Durchsichtigkeit selbst beträchtlicher Protoplasmamassen und verleiht den Chromosomen, abgesehen von der Färbung, eine solche Schärfe, wie nach meinen Erfahrungen kein anderes Mittel.

Durch Hinzufügen von Glycerin vermochte ich die Eier einige Tage zu erhalten; dann wurden dieselben rasch blauschwarz und in kurzer Zeit völlig undurchsichtig. Nur ein einziges Präparat konnte ich länger erhalten; dasselbe ist auch jetzt, nach fast einem Jahr, noch brauchbar. Es rührt dies, wie ich ziemlich sicher annehmen zu dürfen glaube, daher, daß in diesem Fall durch lange fortgesetztes Auswaschen mit Eisessig jede Spur des Karmins fortgeschafft war. Ich glaube nach diesem Fall, daß, wenn man mit dem Ausziehen sehr sorgfältig verfährt, vielleicht vor dem Glycerinzusatz noch mit destilliertem Wasser auswäscht, daß man dann Präparate erhalten kann, welche die Verhältnisse der chromatischen Substanz dauernd gut erkennen lassen.

Alle anderen Strukturen freilich gehen sehr rasch zu Grunde, und deshalb vermochte ich leider über die achromatischen Bestandteile der Teilungsfiguren nur wenig zu ermitteln, obgleich mir dies sehr interessant gewesen wäre. Das Wenige soll hier mitgeteilt werden.

Bezüglich der Untersuchungsmethode habe ich noch anzuführen, daß es, um genaue Zählungen der Chromosomen auszuführen, häufig unerläßlich ist, die Eier zu pressen, wodurch die Elemente auseinandergetrieben werden. Ich bemerke dies auch deswegen, weil meine Zeichnungen zwar insofern genau sind, als jedes Chromosoma mit dem Prisma gezeichnet ist, weil sie aber, eben infolge der Pressung, hinsichtlich der Größe der Kerne, der gegenseitigen Lage der Elemente und deren Biegungen nicht alle als dem lebenden Zustand genau entsprechend angesehen werden dürfen.

Die im Folgenden beschriebenen Untersuchungen sind sämtlich in der zoologischen Station zu Neapel angestellt worden. Wie sehr dieselben durch die vorzügliche Organisation dieses In-

stituts und durch das freundliche Entgegenkommen seines Leiters und seiner Beamten gefördert worden sind, sei hier dankend hervorgehoben.

A. Eigene Untersuchungen [1]).

I. Pterotrachea mutica, Carinaria mediterranea, Phyllirhoë bucephalum.

Die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge von Pterotrachea und Phyllirhoë hat bereits O. HERTWIG (30) untersucht, die von Pterotrachea auch FOL (25). Der Verlauf ist bei den drei genannten Mollusken so gleichartig, daß dieselben gemeinsam abgehandelt werden können. Die Befruchtung ist bekanntlich eine innere, die Eier werden in Gallertschnüren abgesetzt und beginnen alsbald nach der Ablage zwei Richtungskörper zu bilden.

a) Das Keimbläschen.

Ich habe dasselbe nur an den Eiern von Pterotrachea untersucht, und zwar nur an abgelegten Eiern, wo dasselbe noch eine kurze Zeit lang als großes rundes Bläschen zu erkennen ist. Dasselbe enthält um diese Zeit 16 sehr kleine und kurze Chromosomen, welche in dieser Zahl mehrfach sicher bestimmt werden konnten (Fig. 1). Diese Körperchen hat FOL bereits gesehen (pag. 45), giebt jedoch an, daß sie in manchen Fällen vollständig fehlen, was ohne Zweifel irrtümlich ist. FOL spricht als Vermutung aus, die Körnchen könnten aus dem vorher vorhandenen Keimfleck gebildet sein. Ich selbst vermag nichts Bestimmteres auszusagen.

b) Die Bildung des ersten Richtungskörpers.

Den Aufbau der ersten Richtungsspindel, der von FOL sehr eingehend beschrieben worden ist, habe ich nicht genauer verfolgt. Mit Sicherheit konnte ich feststellen, daß die Pole der Spindel mit ihrer Strahlung *außerhalb* des noch intakten Keimbläschens auftreten, auch daß sie hier nicht opponiert liegen, sondern einseitig, wie dies schon FOL in Fig. 17 (Pl. VII) ganz richtig dargestellt hat. Über die Angabe von FOL, daß die Spindelfasern aus dem intranucleären Gerüstwerk entstehen, fehlt mir ein Urteil.

In der völlig ausgebildeten Spindel finden wir die 16 Chromo-

1) Die Litteratur, soweit [illegible] von mir studierten Objekte bezieht, ist schon in d[illegible]icksichtigt.

somen des Keimbläschens zur Äquatorialplatte angeordnet. Daß es wirklich die nämlichen Gebilde sind, die wir dort gefunden haben, darüber kann nach der Übereinstimmung in der Zahl und Größe dieser Körperchen, nach dem Umstand, daß dieselben hier und dort die einzigen chromatischen Teile sind, und endlich nach den vermittelnden Bildern, die ich von der Spindelbildung gesehen habe, kein Zweifel bestehen. Wenn FOL diese Identität für unwahrscheinlich hält (pag. 45) oder ganz leugnet (p. 184), so hat dies seinen Grund in den unvollkommenen Untersuchungsmethoden der damaligen Zeit. Überdies sind, wie FOL schon beklagt (pag. 39), die Eier der Heteropoden sehr schwer zu konservieren; mir selbst ist es mit keinem anderen Mittel als dem SCHNEIDER'schen Karmin gelungen, die chromatischen Elemente gut zur Anschauung zu bringen.

Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind nicht, wie O. HERTWIG und FOL beschreiben, Körner, sondern kurze Fädchen (Fig. 2), die mehr oder weniger stark winkelig gebogen sind. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Schleifenwinkel der Spindelachse, die Enden der Peripherie zugekehrt sind. Die Äquatorialplatte ist annähernd kreisförmig, die meisten Chromosomen liegen in einem peripheren Kranz, stets finden sich aber auch einige im Innern. Die Chromosomen erleiden eine Längsspaltung, die nur bei der Profilbetrachtung der Spindel deutlich hervortritt.

Fig. 3 giebt ein sehr schönes Bild der Metakinese in der ersten Richtungsspindel von Pterotrachea. Die Figur ist ziemlich stark gepreßt und läßt die sämtlichen vorhandenen Chromosomen — 16 Paare — erkennen. Das Bild zeigt, wenn man von der Kleinheit der Chromosomen im Vergleich zur achromatischen Figur absieht, eine große Übereinstimmung mit der Metakinese der Epidermiszellen von Salamandra. Besondere Erwähnung verdient, daß an jedes Tochterelement eine Spindelfaser sich anheftet, und zwar an denjenigen Punkt, welcher dem Pol am nächsten steht. Zeigt sich hierin also ein in der letzten Zeit mehrfach, besonders bei Ascaris megalocephala konstatiertes Verhalten, so ist doch gerade dem letztgenannten Objekt gegenüber insofern ein Unterschied bemerkbar, als bei Ascaris jedes Tochterchromosoma in ganzer Länge von Spindelfasern besetzt ist, während bei Pterotrachea an jedes Tochterelement nur ein einziges Fädchen herantritt, und zwar so, daß an jedem Paar von Schwesterchromosomen die Anheftungsstellen symmetrische Punkte einnehmen.

In diesem Unterschied ist es offenbar begründet, daß die Ge-

staltung der Tochtergruppen in den beiden betrachteten Fällen eine verschiedene ist: daß bei Ascaris die Tochterschleifen entweder in ganzer Länge oder doch wenigstens zum größeren Teil zu einer auf der Spindelachse senkrechten, nahezu ebenen Fläche angeordnet sind, wogegen bei Pterotrachea nur ein Punkt jeder Schleife dieser Fläche angehört. In beiden Fällen gehen demnach bei dem Auseinanderweichen der Chromatingruppen die direkt von Spindelfasern ergriffenen Teile der Schleifen voraus, die anderen werden nachgezogen. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß FOL trotz seiner mangelhaften Einsicht in die Konstitution der Teilungsfigur doch schon die Verbindung zwischen den Spindelfasern und den chromatischen Elementen erkannt hat. Auf einem gewissen Stadium der Spindelentstehung sah er die im Innern des Keimbläschens verlaufenden Strahlen der beiden Radiensysteme häufig mit knopfartigen Anschwellungen endigen (pag. 184), was einen Zustand bezeichnet, in welchem ein Chromosoma erst mit dem einen Pol in Verbindung getreten ist. Es ist ja überhaupt hervorzuheben, daß die ersten Autoren, welche sich mit karyokinetischen Vorgängen beschäftigten (BÜTSCHLI, O. HERTWIG, FOL u. a.), an ihren Objekten den in Rede stehenden Zusammenhang vielfach beschrieben und gezeichnet haben; galten ja doch die „BÜTSCHLIschen Körner“ geradezu als Anschwellungen der Spindelfasern. Freilich stehen wir diesem Verhalten jetzt mit anderen Augen gegenüber.

Interessant waren mir die Chromosomen in der ersten Richtungsspindel von Carinaria, die, was auch für Phyllirhoë gilt, gleichfalls in der Zahl 16 vorhanden sind [1]). Es zeigte sich nämlich, daß bei Carinaria, genau wie bei Ascaris megalocephala, die Chromosomen der ersten Spindel vierteilig sind, indem, wie ich es dort nachgewiesen habe (12), die noch verbundenen primären Tochterelemente auf diesem Stadium bereits eine deutliche Längsspaltung erkennen lassen. Fig. 13 zeigt eine Äquatorialplatte bei schräger Ansicht in einem Moment, wo die primären Schwesterelemente, deren jedes aus 2 scharf geschiedenen parallelen Fädchen besteht, gerade begonnen haben, sich voneinander zu entfernen. Dieses Bild kann als ein Beweis für die vorzügliche Schärfe gelten, mit welcher die Essigkarminmethode derartige feine Strukturen selbst an so äußerst kleinen Chromatinkörpern zur Anschauung bringt.

1) O. HERTWIG bildet in Fig. 6 (Taf. XI) die erste Richtungsspindel von Phyllirhoë bei polarer Ansicht ab. In dieser Figur sind ganz deutlich 16 Chromosomen gezeichnet.

Fig. 7, gleichfalls von Carinaria, zeigt den ersten Richtungs-körper bereits ausgestoßen. Man erkennt in demselben eine Gruppe längsgespaltener Chromosomen, eine entsprechende im Ei. Fig. 6 repräsentiert ein gleiches Stadium, in der Richtung der Teilungs-achse gesehen: links (a) die Chromosomengruppe des Eies mi dem darunter gelegenen Strahlensystem, rechts (b) den Richtung körper. Hier wie dort lassen sich 16 längsgespaltene Chromosom zählen.

c) Die Bildung des zweiten Richtungskörpers

Die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers im Ei bleibenden Tochterelemente werden direkt zu den Muttereleme der zweiten Spindel. Die Zahl der hier vorhandenen Chromos beträgt also gleichfalls 16. Diese erleiden nun, genau wie di ersten Spindel, eine Längsspaltung, die bei Carinaria in der Äquatorialplatte der ersten Spindel vorbereitet war (Fig während sie bei Pterotrachea und Phyllirhoë nach meine fahrungen erst später hervortritt, bei Phyllirhoë sogar ers völliger Ausbildung der zweiten Spindel.

Fig. 4 zeigt eine fertig gebildete zweite Richtungsspin Pterotrachea nahezu im Profil, Fig. 5 die Chromosome solchen vom Pol. Dieselben sind sehr kurz und zum größ stabförmig. Die Metakinese stimmt mit der für die erste beschriebenen vollkommen überein, nur daß alles bedeutend ist. 16 Tochterelemente werden im zweiten Richtungskör gestoßen, 16 bleiben im Ei, um den Eikern zu bilden. I teilung, welche zur Entstehung des reifen Eies und des Richtungskörpers führt, ist also, wie die vorhergehen typische karyokinetische Teilung.

Ein paar Worte mögen noch der achromatischen widmet sein. Fol (25, pag. 185) stellt die Bildung de Richtungsspindel so dar, als wenn einfach die im Ei ve Hälfte der ersten Richtungsspindel zur inneren Hälfte d würde, die äußere aber aus den Verbindungsfasern ents dem diese bei der Abschnürung des ersten Richtungsl der Eioberfläche in einem Punkt zusammengerafft würde den äußeren Pol der Spindel repräsentiere. Nach m obachtungen ist der Vorgang ein wesentlich anderer. Spindel entsteht vollkommen neu und ausschließlich au innen von den Chromosomen gelegenen Strahlensystem gelegene einfache Strahlensonne mit kugeligem, homogen

teilt sich, nachdem sich vorher das Centrum in tangentialer Richtung in die Länge gestreckt und in zwei Centren durchgeschnürt hat. Ein frühes Stadium dieser Teilung, auf welchem das Strahlencentrum hantelförmig erscheint, ist in Fig. 7 zu erkennen, ein etwas späteres mit 2 Centren in Fig. 6a. So entstehen zwei Strahlensonnen, von denen die eine, indem sie sich von der anderen entfernt, gegen die Oberfläche des Eies emporsteigt, während welcher Wanderung sich zugleich die Verbindung mit den Chromosomen ausbildet. Die fertige Spindel steht dann, wie die erste, annähernd in einem Eiradius. Der äußere Pol berührt die Eioberfläche, und er verliert durch diese Lagerung mehr als die Hälfte der Strahlensonne, die ihn ursprünglich, gerade wie den inneren, rings gleichmäßig umgeben hat (Fig. 4).

d) Der Spermakern bis zur Abtrennung des zweiten Richtungskörpers.

Fol scheint den Spermakern erst nach der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers gesehen zu haben. An den Essigkarminpräparaten ist es leicht, ihn jederzeit mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit zu erkennen. Zur Zeit, wo das Keimbläschen noch besteht, ist der Spermakern ziemlich homogen, intensiv färbbar, sehr klein und von wechselnder Form. Allmählich quillt er auf und gewinnt dabei ein gekörneltes Aussehen: zwischen chromatischen Partieen werden unfärbbare Zwischenräume sichtbar. Zur Zeit des Bestehens der zweiten Richtungsspindel hat der Kern das Aussehen, wie es in Fig. 8 von Pterotrachea dargestellt ist. Es zeigt sich eine kleine kugelige Vakuole im Protoplasma, und in dieser ist der vorher kompakte Chromatinkörper in eine Anzahl kurzer gekrümmter Fädchen zerfallen, die mit den Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel in Form und Größe übereinstimmen. (Fig. 8 gehört dem gleichen Ei an, wie Fig. 4, ist aber in etwas größerem Maßstab gezeichnet.) Der beschriebene Zustand ist bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers sichtbar. Die Zahl der Chromosomen — denn als solche dürfen wir die einzelnen Chromatinportionen des Spermakerns auf Grund ihrer Übereinstimmung mit denen, aus welchen der Eikern entsteht, bezeichnen, ist nicht genau bestimmbar, kann aber annähernd auf 16 geschätzt werden.

Schon auf einem Stadium, wo der erste Richtungskörper noch nicht ausgestoßen ist, konnte ich am Spermakern eine Strahlung erkennen. Dieselbe ist sehr unscheinbar und leicht zu übersehen;

sucht man aber danach, so läßt sie sich an den Essigkarmin-Präparaten stets nachweisen (Fig. 8). In allen Fällen zeigt sich, daß das Centrum der Strahlung in einiger Entfernung vom Spermakern liegt, als eine kugelige Ansammlung homogener Substanz ohne scharfe Begrenzung. Sehr häufig fand ich den Abstand des Strahlencentrums vom Kern noch größer als an dem Präparat der Fig. 8.

Der Ort, an welchem der Spermakern angetroffen wird, in Bezug zu der Stelle, an welcher sich die Bildung der Richtungskörper vollzieht, ist sehr variabel. Somit darf wohl angenommen werden, daß das Spermatozoon an jeder beliebigen Stelle ins Ei einzudringen vermag.

e) Ei- und Spermakern bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Die verschiedenen Zustände der beiden Geschlechtskerne bis zu dem sog. Ruhestadium habe ich nicht eingehend studiert. Die Essigkarmin-Methode giebt von diesen Phasen keine guten Bilder. Ein Stadium, auf welchem die 16 weiblichen Chromosomen sich zum Eikern umzubilden beginnen, ist in Fig. 9 von Pterotrachea dargestellt. Die Elemente erscheinen aufgequollen und schwammig: eine feinere Analyse ist bei der Kleinheit derselben nicht möglich. Ein ähnliches Aussehen bieten zur gleichen Zeit die männlichen Chromosomen dar, nur daß ihnen die regelmäßige Gruppierung, welche die weiblichen Elemente aus der Spindel mitbringen, fehlt.

Ganz gleichmäßig quellen nun die beiden Kerne zu ziemlich großen Bläschen auf, und während der Eikern seine Lage annähernd beibehält, rückt der Spermakern gegen ihn hin. Fol berichtet (pag. 115), daß er den Spermakern in lebenden Eiern während dieser Bewegung von einer Strahlung umgeben sah, die bei Behandlung mit Reagentien verschwinde. Ich habe um diese Zeit die Spermastrahlung weder an lebenden, noch an abgetöteten Eiern wahrgenommen, ohne damit ihr Vorhandensein in Abrede stellen zu wollen.

Die völlig ausgebildeten Geschlechtskerne liegen fast stets so, daß die Verbindungslinie ihrer Mittelpunkte in einen Eiradius fällt, und zwar in denjenigen, welcher zugleich den zweiten Richtungskörper enthält. Sie sind bald dicht aneinander geschmiegt und dann gegeneinander abgeplattet, bald durch eine Protoplasmaschicht voneinander getrennt.

Eine Verschmelzung der beiden Kernbläschen zu einer einheitlichen Vakuole habe ich bei Pterotrachea und Carinaria nie, bei Phyllirhoë nur sehr selten gesehen. Vielmehr ist bei den beiden Heteropoden das ausschließliche Verhalten und bei Phyllirhoë die Regel dies, daß sich jeder Kern selbständig für die Teilung vorbereitet; sowohl im Ei- als im Spermakern tritt eine bestimmte Zahl von Chromosomen auf, die nach Auflösung der Vakuolen gemeinsam in die erste Furchungsspindel eingelagert werden. Dieser Vorgang wird durch die Figg. 10, 11 und 14, die beiden ersteren von Pterotrachea, die letztere von Phyllirhoë, illustriert. Am genauesten konnte ich den Prozeß bei Pterotrachea verfolgen, weil hier die Kernbestandteile am größten sind. In Fig. 10 sehen wir das Chromatin eines jeden Kerns zu einer Anzahl getrennter, sehr langer und feiner Fäden kontrahiert, die größtenteils an der Kernmembran hinziehen. Die Zahl dieser Fäden läßt sich in jedem Kern mit Sicherheit auf 16 bestimmen, eine Zählung, die ich mit immer gleichem Resultat bei jeder der drei untersuchten Formen mehrfach ausgeführt habe.

In dem Spermakern der Fig. 10 ist der Verlauf der Chromosomen ein ganz regelloser, im Eikern dagegen zeigen dieselben eine bestimmte Gruppierung, vor allem in der Hinsicht, daß die Fädchen im allgemeinen ziemlich gestreckt von der gegen den zweiten Richtungskörper gekehrten Seite des Bläschens zur entgegengesetzten verlaufen. Ist ein Schleifenwinkel vorhanden, so liegt dieser stets an der dem Richtungskörper abgewandten Kernseite. Überhaupt zeigt sich an dieser Seite die dichteste Häufung von Fäden, während die entgegengesetzte in einem gewissen Bereich fast völlig frei ist. Wir finden also in diesem Kern in sehr typischer Weise das Rabl'sche Schema mit Pol- und Gegenpolseite verwirklicht, und der vorliegende Fall ist zugleich, wie nicht leicht ein anderer, geeignet, über die Bedeutung dieser Anordnung Aufschluß zu geben. Es läßt sich klar erkennen, wie dieselbe lediglich abhängig ist von der Gruppierung derjenigen Elemente, welche die beiden Kerne gebildet haben. Im entstehenden Spermakern (Fig. 8) war der Verlauf der Chromosomen ein ganz regelloser; ein Gleiches finden wir an den neu auftretenden Schleifen. Die weiblichen Elemente dagegen hatten durch die Teilungsmechanik eine bestimmte regelmäßige Lagerung erhalten (Fig. 9). Sie waren zu einer Platte vereint, die auf dem durch den zweiten Richtungskörper bestimmten Eiradius senkrecht stand; waren die Chromosomen gestreckt, so verliefen sie annähernd jenem Radius

parallel, waren sie winkelig gebogen, so lag dieser Winkel stets auf der dem Eicentrum zugekehrten Seite der Platte. Wesentlich den gleichen Verlauf halten die Chromatinfäden des zur Teilung sich vorbereitenden Eikerns ein. So typisch wie in dem Ei der Fig. 10 fand ich die Anordnung allerdings höchst selten; in vielen Fällen war sogar eine besondere Regelmäßigkeit in der Schleifengruppierung des Eikerns kaum nachzuweisen. Daraus geht jedenfalls hervor, daß das Fortbestehen einer bestimmten Orientierung der chromatischen Substanz im ruhenden Kern für die Funktionen desselben ohne jede Bedeutung ist. Zu diesem Ergebnis muß übrigens schon die Verschiedenheit führen, wie sie in Fig. 10 zwischen dem Ei- und Spermakern sichtbar ist. Die beiden Geschlechtskerne sind in allen übrigen Punkten so vollkommen gleich, sie sind einander auch, nach allen unseren Erfahrungen, in ihren Wirkungen so vollkommen gleichwertig, daß die in Rede stehende Verschiedenheit ihrer Struktur als etwas Gleichgültiges erscheinen muß.

In Fig. 14 ist ein der Fig. 10 entsprechendes Stadium von Phyllirhoë dargestellt. In den beiden Geschlechtskernen sind nur einige der vorhandenen Chromosomen eingezeichnet, da deren Verfolgung durch die in diesen Kernen in großer Zahl vorhandenen riesigen achromatischen Nukleolen sehr erschwert wird. Falls die Geschlechtskerne von Pterotrachea und Carinaria gleichfalls solche Kernkörperchen enthalten sollten (O. Hertwig beschreibt bei Pterotrachea in jedem Kern eines), so müßten sie durch die von mir gebrauchte Behandlung verschwinden; denn ich habe niemals etwas davon wahrnehmen können.

Der völligen Auflösung von Ei- und Spermakern geht eine beträchtliche Schrumpfung vorher, wie eine solche auch in anderen Zellen vorkommt und kürzlich von Kultschitzky (33) und von mir (15) für das Ei von Ascaris megalocephala beschrieben worden ist. Dieses Stadium ist nach einem Ei von Pterotrachea in Fig. 11 abgebildet. Die Chromosomen eines jeden Kerns sind infolge der Schrumpfung sehr dicht zusammengeballt, so daß eine Zählung jetzt kaum mehr ausführbar ist. Dabei haben sich die einzelnen Fädchen sehr beträchtlich verkürzt und entsprechend verdickt. Von der Kernmembran ist in Fig. 11 nichts Sicheres mehr zu sehen. Trotzdem sind die männliche und weibliche Chromatingruppe aufs schärfste voneinander gesondert, ja, es tritt deren gänzliche Unabhängigkeit voneinander gerade in diesem Stadium aufs deutlichste hervor, da, wie es scheint, selbst in jenen Fällen,

wo eine Berührung der beiden Kernbläschen stattgefunden hat, durch die Schrumpfung der Vakuolen wieder ein größerer Zwischenraum zwischen die beiden Fadenknäuel eingeschaltet wird. Erst wenn die Chromosomen unter den Einfluß der achromatischen Teilungsorgane gelangen, beginnt die Sonderung allmählich zu verschwinden.

Über die Ausbildung der achromatischen Teilungsfigur kann ich leider nur spärliche Angaben machen. Der früheste Zustand, den ich gesehen habe, zeigt bereits zwei Strahlensonnen (Fig. 10 und 14), die in der Regel so liegen, daß die Verbindungslinie ihrer Centren auf der der Kernmittelpunkte senkrecht steht. Dieses Stadium haben schon O. Hertwig und Fol vor Augen gehabt. Wenn jedoch der letztere die erwähnte, in Fig. 14 dargestellte Lagebeziehung zwischen den Strahlencentren und den Kernen als eine Regel ohne Ausnahme anspricht, so habe ich dagegen auf meine Fig. 10 hinzuweisen, welche lehrt, daß in frühen Stadien die Lagerung der beiden Sonnen eine andere sein kann.

Sowohl in Fig. 10 als auch in Fig. 11 erkennt man, daß die Strahlencentra, in denen ich scharf begrenzte Centrosomen nicht nachweisen konnte, von den Kernen vollkommen unabhängig sind.

Welche Beziehungen zwischen den beiden Centren und dem während der Eireifung nachweisbaren Sperma-Strahlungscentrum (Fig. 8) oder dem im Ei verbleibenden Polkörperchen der zweiten Richtungsspindel bestehen, vermag ich nicht anzugeben, da ich eben auf den zwischenliegenden Stadien nicht die geringste Spur einer Strahlung habe wahrnehmen können.

Immerhin könnte die Fig. 10, wo beide Centren mehr dem Spermakern genähert sind, im Sinne einer Entstehung derselben aus dem Spermacentrum verwertet werden.

Auf Stadien, wo die Kerne bereits geschrumpft sind, fand ich stets die in Fig. 11 dargestellte gesetzmäßige Lagerung der beiden Strahlensonnen zu den beiden Chromatingruppen, welche zu der tangentialen Stellung der ersten Furchungsspindel führt.

Eine Verknüpfung der Schleifen mit den ihnen zustrebenden Radien scheint in dem Ei der Fig. 11 noch nicht ausgebildet zu sein; es läßt sich wenigstens noch kein richtender Einfluß der Strahlensonnen auf die Chromosomen erkennen.

Etwas ältere Eier zeigen dann die allmähliche Einordnung der Schleifen in eine zur Verbindungslinie der beiden Pole senkrechte Platte. In Fig. 12 habe ich eine ziemlich fertige Äqua-

torialplatte einer ersten Furchungsspindel von Pterotrachea gezeichnet. Man sieht in der Richtung der Spindelachse auf die durch Quetschung ein wenig auseinander getriebenen Chromosomen. Die Zahl dieser Körperchen beträgt 32; wir können mit Bestimmtheit behaupten, daß 16 derselben rein väterlich sind, 16 mütterlich. Eine Sonderung in zwei dieser Abstammung entsprechende Gruppen besteht nicht mehr; welches also die väterlichen, welches die mütterlichen Elemente sind, läßt sich bei der vollkommenen Gleichheit derselben nicht mehr bestimmen.

Jedes Chromosoma der Fig. 12 ist bereits in zwei für die beiden Tochterzellen bestimmte Hälften gespalten; so erhält jede der beiden Furchungskugeln 16 väterliche und 16 mütterliche Elemente.

Wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, ließ sich das gegenseitige Verhalten von Ei- und Spermakern, wie ich es im Vorstehenden beschrieben habe, bereits aus der Darstellung O. Hertwig's und Fol's mit ziemlicher Sicherheit erschließen. So heißt es bei O. Hertwig (30, pag. 209): „Nach dem Verschwinden der Nucleoli entwickelt sich an der Berührungsfläche der konjugierten Kerne an zwei entgegengesetzten Polen je eine Strahlung im angrenzenden Protoplasma. Dann schwindet die Scheidewand der beiden Kerne, und man sieht in dem so entstandenen gemeinsamen Raum eine Anzahl feiner Fasern sich zwischen den beiden Strahlungen ausspannen.“ Fol spricht zwar (pag. 115) von einer Verschmelzung der Vorkerne, zeichnet dieselbe jedoch nicht und führt vielmehr gerade bei dieser Gelegenheit ein Bild an (Fig. 7, Pl. IX), welches zwei deutlich getrennte Kerne erkennen läßt. Auf pag. 187 heißt es: „La formation de l'amphiaster du premier fractionnement est tellement prompte, que souvent nous le voyons apparaître avant même que les pronucléus soient entièrement soudés entre eux.“ Dies entspricht vollkommen dem wahren Sachverhalt, soweit er mit den Methoden jener Zeit und von dem damaligen Standpunkt aus erkannt werden konnte.

Schließlich mag noch ein Irrtum Fol's berichtigt werden. Derselbe sagt (pag. 188) von der in Teilung begriffenen ersten Furchungsspindel: „Les contours du noyau (Pl. IX. Fig. 8. E. N.) restent longtemps visibles jusqu' au moment où les renflements intranucléaires (Tochter-Chromosomen) vont se grouper de part et d'autre dans le voisinage du centre de chaque aster.“ Was Fol

hier als Konturen des Kerns beschreibt, sind nur die äußersten Spindel- und Verbindungsfasern.

II. Sagitta bipunctata.

Auch die Eier der Sagitten sind bereits von O. Hertwig (30) und Fol (25) auf ihre Reifungs- und Befruchtungsvorgänge untersucht worden.

Fol hat gefunden, daß die Sagitten ihre Eier stets gegen Sonnenuntergang ablegen, was für das Studium der ersten Entwickelungserscheinungen sehr ungünstig sei. Ich selbst kann diese Angabe insoweit bestätigen, als wenigstens alle Eier, an denen ich die Reifung und Befruchtung studierte, um diese Zeit entleert worden waren. Dagegen mußte ich mehrmals erfahren, daß die Ablage beträchtlich hinausgeschoben werden kann, indem ich bis nachts 11 und 12 Uhr (im März) vergeblich darauf wartete, um dann am nächsten Vormittag bereits Blastulae vorzufinden.

Ein einziges Mal konnte ich die Eiablage direkt unter dem Mikroskop beobachten. Es wurden die Eier beider Seiten ganz gleichzeitig und sehr rasch unter lebhaften Bewegungen des Tieres ausgestoßen, wobei dieselben, um die enge Austrittsöffnung zu passieren, aus ihrer kugeligen Form in eine gestreckte Wurstform übergingen, die im Wasser allmählich zur Kugelgestalt zurückkehrte.

Zur Zeit, wo die Eier entleert werden, ist das Keimbläschen verschwunden, und es zeigt sich bei Reagentienbehandlung die erste Richtungsspindel. Auch enthält bei der Ablage jedes Ei bereits ein Spermatozoon. Fol giebt an (pag. 126), daß die Befruchtung ohne Zweifel wenige Augenblicke nach der Ablage erfolge. Dies wird jedoch dadurch widerlegt, daß man, was Fol übersehen zu haben scheint, Spermatozoën in den weiblichen Organen antrifft, und daß ich von Tieren, bei denen Samenfäden hier fehlten, stets unbefruchtete Eier erhielt. Bei diesen unbefruchtet abgelegten Eiern ist nach meinen Erfahrungen eine Befruchtung überhaupt nicht mehr möglich; wenigstens habe ich solche Eier ohne Erfolg mit lebhaft beweglichen Spermatozoën zusammengebracht. Die unbefruchteten Eier zeigen nach der Ablage gleichfalls die erste Richtungsspindel, allein zur Ausstoßung von Richtungskörpern kommt es bei ihnen nicht; dieser Prozeß ist also hier, wie auch z. B. bei Ascaris, von dem Eindringen des Samenfadens abhängig.

In dieser letzteren Hinsicht ist FOL bei der von ihm untersuchten Sagitta Gegenbauri zu einem anderen Resultat gelangt. Er giebt an (pag. 126), daß hier auch bei unbefruchteten Eiern Richtungskörper gebildet werden, daß aber dieser Prozeß sich mit äußerster Langsamkeit vollzieht und daß die Eier häufig absterben, ehe er abgelaufen ist. Es scheint also in diesem Punkt bei den verschiedenen Arten der Gattung Sagitta eine gewisse Variabilität zu bestehen, die uns veranschaulicht, wie die Einleitung der Eireifung allmählich in Abhängigkeit von der Befruchtung gerät.

a) Das Keimbläschen.

Das Keimbläschen eines völlig ausgewachsenen Eies ist in Fig. 15 (Taf. XII) abgebildet. Dasselbe enthält 9 selbständige Chromatinportionen von beträchtlicher Größe, in Form von dicken Fäden, die, bald gestreckt, bald gekrümmt, wie es scheint, ohne alle Regelmäßigkeit zerstreut sind. Diese Körper besitzen eine eigentümliche Struktur. Es machte mir den Eindruck, als liege einem jeden eine achromatische Substanz zu Grunde, in welcher das Chromatin netzartig mit vorwiegend queren Zügen entwickelt ist, und als wenn dieses Gerüstwerk mit freien Fortsätzen rings über die Oberfläche emporrage, wodurch rauhe Konturen entstehen. Das Bild, das übrigens in der Lithographie viel zu regelmäßig ausgefallen ist, erinnert entschieden an eine Zeichnung, die FLEMMING (23, pag. 134) vom Keimbläschen des Siredon-Eies giebt.

Wahrscheinlich hat O. HERTWIG (30) die vorstehend beschriebenen Chromatinkörper im Auge, wenn er von den Keimbläschen einer nicht näher bezeichneten Sagitta angiebt (pag. 188), daß dieselben „an Stelle eines einfachen großen Keimflecks eine Anzahl kleiner Nucleoli besitzen, die meist der Kernmembran anliegen“. Auch FOL hebt für seine Sagitta Gegenbauri das Fehlen des Keimfleckes hervor (pag. 123), ohne jedoch jener Körperchen zu erwähnen.

b) Die Bildung der Richtungskörper.

Wie die Chromatinkörper des Keimbläschens zu den viel kleineren und homogenen Chromosomen der ersten Richtungsspindel (Fig. 16, Taf. XII) werden, habe ich nicht ermitteln können. Und doch kann wohl kein Zweifel bestehen, daß es sich in beiden Fällen um die gleichen Bildungen handelt, nicht nur, weil auch die Chromosomen der Richtungsspindeln stets in der Zahl 9 vorhanden sind, sondern auch, weil sich im Keimbläschen, abgesehen

von den beschriebenen Fäden, keinerlei chromatische Bestandteile nachweisen lassen.

Die Richtungsspindeln von Sagitta waren mir dadurch sehr interessant, daß ihr achromatischer Bestandteil mit dem der Ascariden-Eier sehr große Ähnlichkeit aufweist. Fig. 18 (Taf. XII) zeigt dies von der zweiten Richtungsspindel [1]). Die „Spindel“ besitzt die Form einer Tonne, die in a im Profil, in b vom Pol zu sehen ist, sie endigt nicht in Polkörperchen, sondern in breiten körnigen Platten und entbehrt jeglicher Spur von Protoplasmastrahlung. Schon O. HERTWIG ist auf die eigentümliche Form und Konstitution dieser Figuren aufmerksam geworden; er sagt (pag. 189): „Wir haben hier eine modifizierte Form der Kernspindel vor uns.“ Seine Fig. 10 (Taf. X) kann ich allerdings nicht ganz mit den meinigen zusammenreimen; doch ist hervorzuheben, daß in derselben deutlich 9 Stäbchen zu sehen sind, also die gleiche Zahl, die auch ich stets konstatiert habe. Auch die Zeichnungen FOL's (Fig. 1 und 4, Pl. X) lassen erkennen, daß bei der von ihm untersuchten Art gleichfalls ganz scharf begrenzte Richtungsspindeln ohne Polstrahlung vorkommen.

Fig. 16 giebt das Bild einer ersten Richtungsspindel mit Äquatorialplatte bei polarer Ansicht. Man erkennt 9 stabförmige Chromosomen, welche mit ihrer Längsachse auf der Spindelachse senkrecht stehen und sämtlich eine deutliche Längsspaltung aufweisen. Diese Spaltung ist jedoch nicht diejenige, nach welcher die Chromosomen in der ersten Spindel halbiert werden, sondern es ist die bereits vorbereitete Längsspaltung der Tochterelemente, während die primäre Spaltungslinie nur bei Profilbetrachtung sichtbar wird. Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind also vierteilig, wie bei Ascaris meg. und Carinaria. In Fig. 17 ist eine erste Richtungsspindel mit Tochterplatten bei nahezu polarer Ansicht wiedergegeben. Die 9 Tochterelemente der äußeren Platte, welche im ersten Richtungskörper ausgestoßen werden, sind durch ihren dunkleren Ton von den 9 inneren, welche im Ei zurückbleiben, unterschieden.

Die schon erwähnte Fig. 18 bietet uns in a und b zwei verschiedene Ansichten einer zweiten Richtungsspindel. Das Flächen-

1) Fig. 18 a entspricht etwa einem Stadium, wie es in meiner Arbeit über die Reifung des Ascariden-Eies (12) in Fig. 35 (Taf. II) wiedergegeben ist, und stimmt auch insofern mit dem dort konstatierten Verhalten überein, als die innere Spindelhälfte kürzer, dichter und weniger deutlich gefasert ist als die äußere.

bild der Äquatorialplatte (b) läßt erkennen, wie die beiden Hälften eines jeden der 9 Chromosomen bald im mittleren Bereich, bald an den Enden weit auseinandergewichen sind, so daß nur an einem oder 2 Punkten noch ein zum Teil chromatischer Zusammenhang besteht. Diese eigentümlichen Formen scheinen jedoch nicht konstant zu sein. Ehe die vollständige Trennung der Schwesterfäden eintritt, werden die Elemente genau so, wie ich es für Ascaris meg. ausführlich beschrieben habe, um 90° gedreht, so daß von einem jeden das eine Tochterstäbchen dem äußeren, das andere dem inneren Pol zugekehrt wird. Schließlich werden 9 einfache Stäbchen im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, die 9 anderen bleiben im Ei, um den Eikern zu bilden.

c) Ei- und Spermakern bis zur Entstehung der ersten Furchungsspindel.

Bis zu dem Stadium, wo die beiden Geschlechtskerne sich im Centrum des Eies aneinanderlegen, habe ich die Schicksale derselben nur an lebenden Eiern verfolgt und kann der Darstellung von O. Hertwig und Fol nichts Neues hinzufügen. O. Hertwig beschreibt und zeichnet auf einem Stadium, wo Ei- und Spermakern noch beträchtlich voneinander entfernt sind, auch am Eikern eine mächtige Strahlung. Fol dagegen hat eine solche nur am Spermakern gesehen, und ich selbst muß seine Angabe bestätigen; ich konnte am Eikern keine Spur von radiärer Anordnung des Protoplasmas wahrnehmen, obgleich dieselbe am Spermakern stets aufs schönste zu erkennen war. Ich glaube deshalb die Angabe von O. Hertwig so erklären zu müssen, daß in dem von ihm gezeichneten Fall 2 Spermatozoën eingedrungen waren, und daß sich der eine Spermakern mit seiner Strahlung bereits an den Eikern angelegt hatte.

Während Fol (pag. 200) von einer Verschmelzung der beiden Vorkerne zu einem einzigen Kern spricht, geht aus der Beschreibung, die O. Hertwig (pag. 190) von dem Verhalten der in Kontakt getretenen Geschlechtskerne giebt, hervor, daß dieselben nicht verschmelzen. Er sagt: „Dann verschwinden beide Kerne, und es bildet sich eine Doppelstrahlung aus, in welcher Essigsäure eine Spindel zum Vorschein bringt.“ Der Nachdruck ist auf das Wort „beide“ zu legen, aus welchem nach unseren jetzigen Kenntnissen ohne weiteres folgt, daß eine Vereinigung zu einem ruhenden ersten Furchungskern nicht eintritt. Denn ein

Kern verschwindet nur dann, wenn, nach Umbildung des Gerüstes zu den kompakten Chromosomen, die Vakuole aufgelöst wird.

Daß diese Interpretation richtig ist, stellen meine eigenen Beobachtungen außer Zweifel: Sagitta verhält sich wie Ascaris meg. und die im ersten Abschnitt beschriebenen Mollusken.

Noch bevor Ei- und Spermakern einander berühren, läßt sich schon am lebenden Objekt mit Sicherheit feststellen, daß in jedem Kern das chromatische Gerüst sich zu einer Anzahl glattrandiger Fäden kontrahiert. Aus der Deutlichkeit, mit der ich dies trotz des schlechten Lampenlichts erkennen konnte, kann ich schließen, daß das Ei von Sagitta für das Studium der Bildung und Bewegung der Chromosomen im lebenden Zustand ein ganz vorzügliches Objekt sein muß.

Das früheste Stadium, das ich an einem Essigkarmin-Präparat untersucht habe, ist in Fig. 19 gezeichnet. Hier läßt sich eine Zählung der Chromosomen ausführen: es sind in jedem Kern 9 noch ziemlich lange und dünne Fädchen vorhanden. In dem links gelegenen Kern sind dieselben mit einer gewissen Regelmäßigkeit gruppiert, so daß dieser wahrscheinlich als der Eikern anzusprechen ist; ich habe versäumt, dies durch Bestimmung der Lagerung der Kerne zu den Richtungskörpern sicherzustellen.

Bezüglich der neun Chromosomen im Spermakern habe ich einer Angabe von Bolles Lee (10) zu gedenken, der die Spermatogenese von Sagitta bipunctata studiert hat. Dieser Forscher giebt an (pag. 115), daß die karyokinetischen Figuren in den Spermatocyten dieses Wurms acht chromatische Elemente enthalten, und zeichnet diese Zahl in seiner Fig. 11. Dagegen finde ich in den Spermatocyten seiner bei schwächerer Vergrößerung entworfenen Fig. 5 (gleichfalls von S. bipunctata) mehrfach aufs deutlichste neun Chromosomen gezeichnet, so daß ich die Vermutung zu äußern wage, es sei in den Zeichnungen mit 8 Elementen eines davon übersehen worden.

Fig. 23 zeigt die beiden Geschlechtskerne auf einem etwas späteren Stadium, wo die Chromosomen bereits ihre definitive Form angenommen haben; auch hier lassen sich in jedem Kern neun Fädchen zählen.

Unmittelbar vor der Auflösung der beiden Kernbläschen kommt es, wie oben bei Pterotrachea beschrieben wurde, zu einer beträchtlichen Schrumpfung derselben, wobei sich die Kerne meist wieder ein wenig voneinander entfernen. Durch diese Schrumpfung werden die 9 Elemente eines jeden Kerns sehr dicht zusammengelagert, wie es in Fig. 20 und 21 zu sehen ist.

Auf diesen Zustand folgt dann rasch die Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte (Fig. 22), in der man 18 Schleifen zählt. Die Sonderung in 2 Gruppen ist verschwunden; männliche und weibliche Chromosomen sind in keiner Weise voneinander zu unterscheiden.

Von den achromatischen Strukturen gaben meine Präparate nur verschwommene Bilder. Immerhin ließen dieselben 2 Punkte von Bedeutung feststellen: einmal, daß das Centrum der Spermastrahlung neben dem Spermakern liegt, sodann, daß die beiden Pole des Amphiasters aus dem Centrum der Spermastrahlung durch Teilung unter Vermittelung einer Hantelfigur hervorgehen. In der Regel erfolgt diese Teilung so, daß die Verbindungslinie der beiden Strahlencentra auf der der Kernmittelpunkte senkrecht steht (Fig. 19 und 20); doch giebt es auch, wie Fig. 21 lehrt, Ausnahmen von dieser Regel.

III. Cionia intestinalis.

Die Ergebnisse, die ich an diesem Objekt erlangt habe, sind recht unvollständig. Die Ascidien-Eier, soweit ich dieselben geprüft habe, sind infolge ihrer nicht unbeträchtlichen Größe und damit verbundenen Undurchsichtigkeit, der Kleinheit der Kerne, speziell der außerordentlichen Kleinheit und geringen Färbbarkeit der Chromosomen, endlich wegen der rings aufgelagerten Testazellen für eine Untersuchung in toto äußerst ungünstig. So gelang es mir durchaus nicht, an den Eiern von Cionia mittelst der Essigkarmin-Methode Richtungsspindeln zu Gesicht zu bekommen, obwohl ich sicherlich die nötigen Stadien vom Schwund des Keimbläschens bis zur Befruchtung vor mir gehabt habe. Ich beabsichtigte deshalb, die Vorgänge der Eireifung an Schnittpräparaten zu untersuchen, und legte zu diesem Zweck Eier in Pikrinessigsäure ein. Leider sind mir diese auf dem Transport zu Grunde gegangen.

Um diese Lücke einigermaßen auszufüllen, berichte ich hie über eine gelegentliche Beobachtung von Richtungsspindeln bei Ascidia mentula. Ich vermag nicht anzugeben, ob es sich um die erste oder zweite Spindel handelt, doch ist mir das erstere wahrscheinlicher. Bei der Betrachtung der Figur vom Pol konnte ich mehrmals mit Sicherheit neun Chromosomen zählen (Fig. 32); bei der Profilbetrachtung zeigten sich dieselben als querteilige

Stäbchen (Fig. 31). Es ist bemerkenswert, daß diese Richtungsspindeln keine Spur von Polstrahlung erkennen lassen, während ja bei der Furchung der Ascidien-Eier äußerst mächtige Strahlensysteme zur Beobachtung kommen. Es ist dies neben den Ascariden und Sagitta jetzt der dritte Fall, wo zwischen Richtungsspindeln und Furchungsspindeln dieser auffallende Unterschied nachgewiesen werden konnte, der gewiß bedeutungsvoll ist [1]), wenn wir auch andere Fälle kennen, bei denen er nicht besteht. Außerdem ist die, wie bei Sagitta, mit voller Sicherheit nachweisbare ungerade Zahl der Chromosomen von Interesse.

Was nun Ciona intestinalis selbst betrifft, so ist das früheste Stadium, welches ich gesehen habe, jenes in Fig. 24 dargestellte, wo man den Spermakern nahe unter der Eioberfläche wahrnimmt, und neben ihm eine bereits mächtige Strahlensonne. Die Radien sind um eine kugelige Ansammlung anscheinend homogener Substanz von beträchtlicher Größe gruppiert. Der Spermakern liegt nicht in diesem homogenen Centrum, sondern zwischen den Radien. Er ist aus dem kompakten Zustand des Spermatozoonkopfes in einen netzig-körnigen übergegangen, ohne seine Form wesentlich verändert zu haben. An seinem einen Ende ist er zugespitzt und kehrt diese Spitze gegen das Strahlencentrum. Bei seiner Kleinheit und geringen Färbbarkeit kann der Kern auf diesem Stadium leicht übersehen werden.

In Eiern mit dem eben geschilderten Entwickelungszustand des Spermakerns den Eikern nachzuweisen, gelang mir nicht. Ich berichte dies, ohne es im geringsten auffallend zu finden. Wenn man nämlich berücksichtigt, daß im weiteren Verlauf des Befruchtungsvorgangs Ei- und Spermakern stets genau in gleicher Größe und gleicher Entwickelungsphase angetroffen werden, so muß man, nach unseren sonstigen Erfahrungen, annehmen, daß der Eikern sich auch auf dem in Rede stehenden Stadium in Größe und Färbbarkeit kaum vom Spermakern unterscheidet; und es ist einleuchtend, daß er unter solchen Umständen in dem im Vergleich zu seiner Größe riesigen und ziemlich undurchsichtigen Eikörper, überdies ohne Anhaltspunkt für seine Lage, kaum aufgefunden werden kann. Sobald der Spermakern als helles Bläschen

1) Vergl. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies.

erscheint, wird auch, in ganz gleicher Gestalt, der Eikern sichtbar (Fig. 26—29). Welches der Ei-, welches der Spermakern sei, läßt sich dann nicht mehr angeben.

Es ist zweckmäßig, mit der Beschreibung der Kerne zugleich die der achromatischen Teilungsfigur zu verbinden. Von der in Fig. 24 gezeichneten oberflächlichen Lage rückt die Strahlensonne allmählich gegen das Centrum des Eies, wobei sich sowohl die centrale Ansammlung homogener Substanz vergrößert, als auch die Radien immer mehr an Ausdehnung gewinnen (Fig. 26). Mit dieser Strahlenfigur sieht man nun auf diesem Stadium 2 Kerne verbunden, welche meist da ihre Lage haben, wo die Radien aus der homogenen Centralkugel entspringen, stets aber zwischen den ersteren gelagert, niemals in dem homogenen Centrum selbst. Die Lage der beiden Kerne zu einander ist variabel; gewöhnlich fand ich dieselben an gegenüberliegenden Seiten der Strahlenkugel (Fig. 26), nicht selten aber auch an einer und derselben Seite, wo sie dann bis zur Berührung genähert sein können und unter Umständen auch miteinander verschmelzen.

Es scheint mir, daß diese Verschiedenheit in der gegenseitigen Lage der Kerne darin ihren Grund hat, daß der Spermakern gewöhnlich zwar so zu seinem Strahlensystem gelagert ist, daß er demselben bei der Wanderung von der Eiperipherie gegen das Centrum nachfolgt (Fig. 24), daß er bei dieser Bewegung aber auch seiner Strahlensonne vorausgehen kann. Nimmt man nun an, wovon ich freilich nichts gesehen habe, daß der Eikern im Centrum des Eies liege oder hier wenigstes vor der Strahlensonne anlange, so würde in der Mehrzahl der Fälle die Strahlenkugel mit ihrer dem Spermakern abgewandten Seite auf den Eikern treffen, während in jenen selteneren Fällen die beiden Kerne direkt gegeneinander geführt würden.

Betrachten wir im Folgenden zunächst das nach meinen Erfahrungen häufigere Vorkommen mit entgegengesetzter Lage der Kerne, so zeigt sich zu jener Zeit, wo die Kerne, im Ruhezustand, ihre volle Größe erreicht haben, eine Streckung der Strahlensonne, welche zu deren Teilung führt. In Fig. 27 erblicken wir den centralen homogenen Teil in Form einer mächtigen Hantel, um welche die Radien in entsprechender Weise gruppiert sind. Die beiden Kerne liegen, dem Mittelstück der Hantel dicht angeschmiegt, an entgegengesetzten Seiten derselben. Sie scheinen sich in einem frühen Knäuelstadium zu befinden. Die regelmäßige Lagerung der Kerne zu dem Strahlensystem, derart, daß die Verbindungslinie

der ersteren auf der Längsachse der Hantel senkrecht steht, ist nicht konstant.

In Fig. 28 sieht man die Hantel zu zwei ellipsoiden Hälften durchgeschnürt als Centren zweier Radiensysteme, die sich in beträchtlicher Ausdehnung berühren. Die Kerne liegen ebenso wie in Fig. 27. In einem jeden ist die chromatische Substanz zu einer Anzahl sehr kleiner Körner oder kurzer Stäbchen kontrahiert.

In dem Ei der Fig. 29 endlich sind die Kernbläschen aufgelöst, und die frei zwischen den Radien liegenden Chromosomen zeigen nur durch ihre Sonderung in 2 Gruppen noch ihren Ursprung aus zwei Kernen an.

Liegen die beiden Kerne auf einer Seite des Strahlensystems, so gelangen sie meist zu sehr inniger Berührung oder auch zu vollständiger Verschmelzung. Die letztere scheint jedoch nur dann einzutreten, wenn die Kerne vor der Erreichung des vollen Ruhestadiums miteinander in Berührung kommen. In Fig. 25 sind zwei in Kontakt getretene Geschlechtskerne gezeichnet, in denen bereits fadenförmige Chromosomen von großer Zartheit erkennbar sind; ein späteres Stadium mit kurzen stabförmigen Chromosomen zeigt Fig. 30.

Was die Zahl dieser Körperchen anbelangt, so kann ich sichere Angaben hierüber nicht machen. Die Elemente sind so klein und so schwer zu färben, daß die Zählung auf sehr große Schwierigkeiten stößt. In einigen recht günstigen Fällen konnte ich in jedem Kern mit ziemlicher Bestimmtheit 9 Chromosomen zählen; dementsprechend ergab mir eine Zählung der Elemente einer Tochterplatte der ersten Furchungsspindel die Zahl 18. Ich bemerke ausdrücklich, daß diese Angaben auf Genauigkeit keinen Anspruch machen können, möchte jedoch der Überzeugung Ausdruck geben, daß, falls die Zahl der Chromosomen auch eine andere sein sollte, doch wenigstens in beiden Kernen die gleiche Zahl von Elementen vorhanden sei. Die stets vollkommen gleiche Größe der beiden Kerne, ihr völlig gleiches Verhalten gegenüber Farbstoffen in allen Stadien, die Zählungen, welche eine wenigstens annähernd gleiche Zahl von Chromosomen sicher feststellen lassen, diese Momente machen es gewiß nahezu unzweifelhaft, daß das in anderen Eiern nachgewiesene Zahlengesetz für Cionia gleichfalls Geltung hat.

IV. Tiara sp.?

Von dieser Meduse — die Spezies konnte nicht bestimmt werden und ist vielleicht neu — standen mir nur ein einziges Mal

etwa 30 Eier zur Verfügung. Gleichwohl gelang es mir, die Hauptpunkte, auf die es mir in dieser Arbeit ankommt, klarzustellen.

a) Die Bildung der Richtungskörper.

Die jüngsten Eier, welche ich abgetötet habe, zeigten die erste Richtungsspindel mit fast vollkommen ausgebildeter Äquatorialplatte. Die Chromosomen besitzen die Form von nahezu kubischen Körnern mit abgerundeten Ecken und Kanten und lassen die bereits bei Würmern und Mollusken konstatierte, für die erste Richtungsspindel so charakteristische Vierteiligkeit erkennen. Wie dort tritt diese Zusammensetzung eines jeden Chromosomas aus vier parallelen Stäbchen jedoch nur bei Profilbetrachtung hervor (Fig. 34), während bei polarer Ansicht (Fig. 33) nur eine Zweiteilung sichtbar ist. Wie es in der letztgenannten Figur gezeichnet ist, so fand ich die Chromosomen stets in einer annähernd kreisförmigen Kurve in einfacher Reihe gruppiert; sie bilden einen Ring, welcher die achromatische Spindel in der Äquatorialebene umgreift. Ihre Zahl konnte ich in 3 Eiern mit Sicherheit auf vierzehn bestimmen.

Die Teilung der Chromosomen und die Bildung des ersten Richtungskörpers vollzieht sich in der bekannten Weise. Die zweite Richtungsspindel stimmt vollkommen mit der ersten überein, nur daß sie anstatt der 14 vierteiligen Chromosomen die gleiche Zahl zweiteiliger enthält, von denen je die eine Hälfte im Ei zurückbleibt, um den Eikern zu bilden.

b) Ei- und Spermakern, der erste Furchungskern und dessen Teilung.

In allen Eiern, welche ich während der Richtungskörperbildung abtötete, war ein Spermakern nicht nachzuweisen; ich fand denselben zuerst in Eiern mit vollkommen ausgebildetem, ruhendem Eikern als eine homogene oder schwach körnige, intensiv färbbare Kugel, die von einem schmalen hellen Hof umgeben ist. Eine Spermastrahlung konnte ich nicht erkennen. In dem beschriebenen Zustand nähert sich der Spermakern dem Eikern und verschmilzt mit diesem, indem der helle Hof des Spermakerns mit der Vakuole des Eikerns zusammenfließt. So werden jetzt das weibliche Chromatingerüst und die männliche Chromatinkugel von einem gemeinsamen Kernbläschen umschlossen (Fig. 35).

Während die Kugel allmählich aufquillt und dabei immer deutlicher ein körniges Gefüge zu gewinnen scheint, beginnt die

Kontraktion des chromatischen Gerüsts des Eikerns zu den einzelnen Chromosomen. So sehen wir in Fig. 36 bereits vierzehn fadenförmige Elemente gebildet, die ausschließlich aus der mütterlichen Kernsubstanz hervorgegangen sind; denn die Chromatinkugel des Spermatozoons ist noch völlig intakt. Auf etwas späteren Stadien, die hinsichtlich der weiblichen Chromosomen kaum einen Fortschritt wahrnehmen lassen (Fig. 37), finden wir die Spermakugel noch stärker aufgequollen, und nun zeigt sich, daß dieselbe aus einem Gewirr dicht zusammengeknäuelter Chromatinfäden besteht, die bei der ursprünglich noch engeren Aneinanderlagerung den oben erwähnten Eindruck einer körnigen Struktur hervorriefen. Es läßt sich nicht entscheiden, ob auf dem Stadium der Fig. 37 ein einziger Faden oder mehrere, den weiblichen Chromosomen entsprechende Segmente vorhanden sind; dagegen stimmt die Dicke der erkennbaren Fadenabschnitte mit der der weiblichen Elemente, deren Zahl auch in diesem Kern vierzehn beträgt, überein.

In der Folge wird der männliche Chromatinfadenknäuel immer lockerer und undeutlicher. Es rührt dies daher, daß sich successive einzelne Fäden von demselben loslösen, die nun von den weiblichen nicht mehr unterschieden werden können. Ein solches Bild ist in Fig. 38 gezeichnet, wo nur noch eine aus wenigen Fädchen zusammengesetzte dichtere Partie sich als letzter Rest der männlichen Chromatinkugel zu erkennen giebt, während im übrigen etwa zwanzig gleichartige Chromosomen in der Vakuole gezählt werden können.

Hier haben wir also einen Fall wirklicher Kernverschmelzung vor uns, und zwar den durch O. HERTWIG's denkwürdige Untersuchungen zuerst bekannt gewordenen, wo ein großer bläschenförmiger Eikern sich mit einem kleinen kompakten Spermakern verbindet. Allein obgleich hier die väterliche und mütterliche Chromatinsubstanz in einem gemeinschaftlichen Kernbläschen vereinigt sind, läßt sich doch mit Sicherheit feststellen, daß eine Vermischung zwischen beiden nicht eintritt, sondern daß von den sich bildenden, für die erste Furchungsspindel bestimmten Chromosomen die einen rein männlich sind, die anderen rein weiblich, gerade wie in jenen Fällen, wo eine Vereinigung der beiden Kernbläschen überhaupt nicht zustande kommt.

Die Möglichkeit, diesen Nachweis zu führen, beruht darauf, daß die männlichen Elemente durch ihre Zusammenballung zu einem kugeligen Knäuel so lange als solche kenntlich sind, bis sich

das weibliche Kerngerüst zu den fadenförmigen Chromosomen kontrahiert hat, bis zu einem Zeitpunkt also, wo eine Vermischung der Kernsubstanzen nicht mehr möglich ist oder wenigstens, wenn dieselbe doch eintreten sollte, der Beobachtung nicht entgehen könnte.

Wie viele Chromosomen aus dem Spermakern hervorgehen, konnte ich direkt nicht bestimmen; auch in dem spätesten Stadium des ersten Furchungskerns, welches ich gesehen habe, war ein Rest dicht zusammengelagerter Fäden vorhanden, deren Zahl nicht ermittelt werden konnte. Auch in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel war mir eine Zahlenbestimmung nicht möglich. Die Chromosomen, kurz fadenförmig oder stäbchenförmig, vereitelten durch ihre dichte Häufung jeden Versuch, eine Zählung auch nur mit annähernder Richtigkeit vorzunehmen. Möglich auch, daß in den wenigen Eiern, die ich von diesem Stadium abgetötet habe, nicht der Moment der fertigen Äquatorialplatte getroffen war, welcher die Schleifen stets am günstigsten gelagert zeigt. Besser glückte es mir mit der Zählung der Tochterchromosomen. In Fig. 39a, b sind zwei zusammengehörige Tochterplatten, die einen bereits beträchtlichen Abstand voneinander erreicht hatten, bei polarer Ansicht gezeichnet. Die Chromosomen erscheinen bei dieser Betrachtung als einfache oder doppelte Körner, besitzen aber die Form kurzer Fädchen, von denen entweder der eine Endpunkt oder ein mittlerer Punkt dem Pol zugekehrt ist, während der übrige Teil als einfacher oder doppelter Strang gegen den Äquator gerichtet ist.

Um die Zählung auszuführen, verfuhr ich hier wie auch sonst in schwierigen Fällen so, daß ich die Chromosomen mit dem Prisma zeichnete und mich, wo ein Zweifel bestehen konnte, ob eine Portion als ein oder zwei Elemente zu rechnen sei, sofort darüber schlüssig machte, wie ich es halten wollte. Dann erst, nachdem alle Stücke gezeichnet waren, nahm ich an der Zeichnung die Zählung vor. So ergab sich in dem vorliegenden, verhältnismäßig klaren Fall für die eine Platte die Zahl 28, für die andere die Zahl 29, von denen wohl die erstere die richtige ist. Da von den Chromosomen einer jeden Tochterplatte 14 mit Bestimmtheit als weiblich angesprochen werden dürfen, so müssen die 14 übrigen dem Spermakern entstammen; es liefern also auch hier Vater und Mutter die gleiche Zahl von Chromosomen.

V. Echinus microtuberculatus.

Von den Seeigeleiern, welche ihrer vielen günstigen Eigenschaften wegen seit O. HERTWIG ein besonders bevorzugtes Objekt für das Studium der Befruchtungserscheinungen gewesen sind, benutzte ich für meine Untersuchungen die des Echinus microtuberculatus, da diese Art unter den drei im Golf von Neapel gewöhnlichen durch die geringste Zahl von Kernelementen ausgezeichnet ist, ein Umstand, der bei der Schwierigkeit, diese bei den Echinodermen sehr kleinen, in einen dichten, sich stark färbenden Protoplasmakörper eingelagerten Körperchen zu zählen, sehr ins Gewicht fällt.

Die Leichtigkeit, mit der man sich die Geschlechtsprodukte der Seeigel in unbegrenzten Mengen verschaffen kann, und die Möglichkeit, mit denselben zu experimentieren, bringen es mit sich, daß ich denselben eine besondere Aufmerksamkeit widmete und dadurch in den Stand gesetzt wurde, gerade an diesen für das Studium des Chromatins ziemlich ungünstigen Eiern das Verhalten dieser Substanz bei der Befruchtung auf verschiedenen Wegen zu erforschen.

Zunächst beschäftigte ich mich mit der Zählung der Chromosomen in den normalen karyokinetischen Figuren, also in den Richtungsspindeln und in der ersten Furchungsspindel.

Unter den Eiern, welche beim Anschneiden der Ovarien ausfließen, finden sich stets in größerer oder geringerer Zahl solche mit noch intaktem Keimbläschen und andere, die in der Bildung der Richtungskörper begriffen sind.

Mit dem Bau, welchen das Keimbläschen in den verschiedenen Stadien seines Bestehens aufweist, habe ich mich nicht näher beschäftigt; ich achtete speziell nur auf solche Fälle, wo bereits die für die erste Richtungsspindel bestimmten selbständigen Chromatinkörper gebildet sind. Ein solches Stadium ist in Fig. 40 gezeichnet. Die Membran des Keimbläschens enthält außer einem dichten körnigen Gerüst und einem großen achromatischen Nucleolus neun selbständige chromatische Körner, von denen drei dem Nucleolus anliegen, während die übrigen sechs anscheinend regellos zerstreut sind.

Diesen neun Chromosomen begegnen wir auf späteren Stadien in der ersten Richtungsspindel, wie Fig. 41 lehrt, welche eine in Bildung begriffene erste Spindel, in der Richtung der Achse ge-

sehen, darstellt. Die Chromosomen erscheinen, wie im Keimbläschen, als längliche Körner oder kurze Stäbchen, die, wie ich nach einigen Bildern annehmen muß, eine quere Teilung erleiden. Neun Tochterelemente werden im ersten Richtungskörper abgetrennt, die neun anderen treten in die zweite Spindel ein. Dieser Moment ist in dem Präparat der Fig. 42 fixiert. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß man auch hier, wie bei Pterotrachea (siehe oben), verfolgen kann, daß sich die zweite Spindel nicht einfach dadurch ergänzt, daß an der Anheftungsstelle des ersten Richtungskörpers ein neuer Pol auftritt, sondern daß auch hier die beiden Spindelpole aus dem einfachen im Ei zurückgebliebenen durch Teilung entstehen. Auch in der zweiten Richtungsspindel kommt es zu einer Teilung der einzelnen Elemente, und so baut sich der Eikern aus neun Chromosomen auf.

Die Zahl der Chromosomen in der ersten Furchungsspindel beträgt achtzehn (Fig. 43 und 44). Die Zählung ist nicht leicht, da die Fädchen von sehr verschiedener Länge und so dicht gelagert sind, daß man nicht selten in Verlegenheit kommt, ob man ein Stück als ein oder zwei Elemente zu rechnen hat. Um klare Bilder zu erhalten, ist es durchaus notwendig, daß man genau den Moment der „Äquatorialplatte" fixiert, wo die Chromosomen, nahezu in einer Ebene ausgebreitet, ohne Kreuzung nebeneinander liegen (Fig. 43 und 44). In solchen Eiern konnte ich die Zahl achtzehn mehrfach mit Sicherheit feststellen.

Wir begegnen hier also, ohne daß wir noch etwas über die Vorgänge im ersten Furchungskern erfahren haben, dem gleichen Zahlengesetz, wie in jenen Fällen, wo eine Kernverschmelzung nicht eintritt: daß nämlich in der ersten Furchungsspindel doppelt so viele Chromosomen vorhanden sind als in jeder Richtungsspindel. Und wenn wir den Grund dieser Erscheinung in jenen Fällen darin erkannten, daß der Eikern so viele Elemente aus sich hervorgehen läßt, als in der zweiten Richtungsspindel enthalten waren, während eine gleiche Zahl vom Spermakern stammt, so dürfen wir, hierauf uns gründend, schon jetzt mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß auch bei Echinus microtuberculatus von den 18 Elementen der ersten Furchungsspindel 9 vom Vater stammen, 9 von der Mutter.

Um diese Vermutung sicherer zu begründen, war nun eine Möglichkeit gegeben dadurch, daß man, wie die Brüder Hertwig (32) gelehrt haben, sowohl den Eikern als auch den Spermakern

veranlassen kann, sich allein zu teilen, und somit in der Lage ist, zu bestimmen, wie viele Kernelemente jeder für sich allein liefert.

Der einfachste Modus, um die Chromosomen eines Spermakerns allein zu erhalten, ist die Erzeugung der Polyspermie, sofern hier von den in mehrfacher Zahl eingedrungenen Spermaköpfen der eine oder der andere nicht mit dem Eikern verschmilzt, sondern sich selbständig zu einer Teilungsfigur entwickelt. Ein gleiches Resultat erzielt man, wie die Brüder HERTWIG nachgewiesen haben, wenn man ein kernloses Eifragment befruchtet, und dieses Verfahren wendete ich an, weil in einem kleinen Protoplasmakörper die Zählung der Chromosomen leichter ist. Ich habe solche Bruchstücke mit „Spermaspindeln" in großer Zahl studiert (Fig. 49 [1]) u. 52) und konnte die Zahl der vorhandenen Chromosomen stets auf neun bestimmen.

Den Eikern zu einer selbständigen Entwickelung anzuregen, kann man (O. u. R. HERTWIG, 32) durch eine bestimmte Behandlung der Eier mit Chinin oder Chloral erreichen. Dieses Experiment habe ich nicht angestellt, da es mir auf andere Weise gelang, den Eikern allein zu einer ganz regulären Teilung zu bringen. Es handelt sich um jene Fälle, die ich unter dem Titel: „Über partielle Befruchtung" (14) bereits beschrieben habe, wo sich die Strahlung des ins Ei eingedrungenen Samenfadenkopfes vom Spermakern löst, allein gegen den Eikern wandert und diesen zur Teilung veranlaßt, wogegen der Spermakern meist ungeteilt in eine der beiden Furchungskugeln übergeht, wo sein Schicksal dann ein verschiedenes sein kann. Ich habe in Fig. 53 a ein Ei dieses abnormen Entwickelungsganges gezeichnet, in welchem die Elemente des Eikerns in eine typische erste Furchungsspindel eingelagert sind, während der Spermakern abseits liegt. Die Äquatorialplatte der Spindel ist in Fig. 53 b bei polarer Ansicht stärker vergrößert dargestellt. Die Zahl der Chromosomen beträgt, wie auch in allen übrigen Präparaten dieser Art, neun.

Es ergiebt sich also, daß Ei- und Spermakern, falls sie zu selbständiger Entwickelung gezwungen werden, beide die gleiche Zahl

---

1) Fig. 49 ist interessant wegen der Lagebeziehung der Chromosomen zu den beiden aus dem Spermastrahlencentrum entstandenen Polen. Das Bild entspricht fast genau dem in meinen Zellenstudien (H. 2) in Fig. 63, Taf. III abgebildeten Präparat von Ascaris meg. und ist für die Auffassung der karyokinetischen Figur in ihrem Verhältnis zum Kern von grofser Bedeutung.

von Chromosomen liefern, und zwar jeder halb so viele, als in einer normalen ersten Furchungsspindel enthalten sind, der Eikern zugleich die nämliche Zahl, welche in den Richtungsspindeln konstatiert werden konnte.

Dazu kommt nun noch, daß auch im Ei von Echinus microtuberculatus diese hier abnorme selbständige Entwickelung der beiden getrennten Geschlechtskerne doch unter Umständen zur Bildung einer ganz normalen ersten Furchungsspindel und weiterhin ohne Zweifel zu einer normalen Entwickelung führen kann. Bekanntlich haben O. und R. HERTWIG aus ihren Versuchen am Seeigelei den Schluß gezogen, daß, um das Ei entwickelungsfähig zu machen, eine wirkliche Verschmelzung, eine „Durchdringung" der beiden Kerne erfolgen müsse, indem die durch die Wirkung gewisser Agentien verursachte selbständige Umwandlung der Kerne stets pathologische Erscheinungen im Gefolge hatte. Es scheint mir jedoch, daß die Experimente, welche dieser Folgerung zu Grunde liegen, auch anders gedeutet werden können. Ich glaube, daß durch die Prozeduren, denen die Eier bei den in Rede stehenden HERTWIG'schen Versuchen unterworfen werden, nicht allein eine selbständige, sondern zugleich eine krankhafte Entwickelung der beiden Kerne, bezw. anderer Zellbestandteile hervorgerufen wird, und daß aus diesem letzteren Grund eine normale Entwickelung unterbleibt. Nicht die selbständige Entwickelung der beiden Kerne ist der Grund für die Entstehung der eigenartigen pathologischen „Ordensternfiguren", sondern diese pathologischen Figuren sind direkt durch die krankmachende Wirkung des Chinins oder Chlorals bedingt. Wie gesagt, konnte ich Fälle beobachten, in denen sich die Aquatorialplatte der ersten Furchungsspindel aus den Chromosomen zweier nicht zur Verschmelzung gelangter Geschlechtskerne aufbaut, wie es bei Ascaris, Sagitta, Pterotrachea etc. die Regel ist. Ein solches Präparat ist in Fig. 54 wiedergegeben; das Ei gehört zu der Serie der „partiellen Befruchtung". Wie ich in meiner Mitteilung über diesen Gegenstand (14) auseinandergesetzt habe, beruht die abnorme Entwickelung dieser Eier offenbar auf einer Lähmung des Spermakerns, die in sehr verschiedenem Grade ausgebildet sein kann. Während dieselbe unter Umständen so intensiv ist, daß der Kern erst im Zwei-, Vier- oder Achtzellenstadium in die karyokinetische Figur einer Furchungszelle einbezogen wird, macht sich in anderen Fällen nur eine Verzögerung in der zentripetalen Wanderung des Spermakerns bemerkbar, welche es mit sich bringt,

daß bereits die Bildung der für die erste Furchungsspindel bestimmten Schleifen beginnt, ehe die beiden Geschlechtskerne in Berührung getreten sind. So sehen wir in Fig. 54 zwischen den beiden Spindelpolen links den großen Eikern mit seinen neun Chromosomen, rechts den kleinen, schon in Auflösung begriffenen Spermakern, dessen Schleifen wegen ihrer dichten Häufung nicht gezählt werden können. Ein etwas späteres Stadium ist in Fig. 55 gezeichnet; hier zeigen sich an Stelle der beiden Kernbläschen zwei Gruppen von Chromatinfäden: ein Bild, welches vollständig mit dem in Fig. 11 (Taf. XI) von Pterotrachea und dem in Fig. 20 (Taf. XII) von Sagitta wiedergegebenen übereinstimmt. Ich bemerke, daß ich dieses letztere Präparat unter Eiern gefunden habe, die unter völlig normalen Verhältnissen besamt worden waren, und daß ich bei Durchmusterung verschiedener normaler Serien stets in einem allerdings sehr geringen Prozentsatz von Eiern das durch Fig. 54 und 55 repräsentierte Verhalten der chromatischen Kernsubstanz konstatieren konnte. Wie bei Ascaris megalocephala die Verschmelzung der Geschlechtskerne, so kommt bei Echinus microtuberculatus die selbständige Umwandlung derselben als Ausnahme vor, ohne daß hier wie dort zwischen diesen beiden Modalitäten ein prinzipieller Unterschied gesucht werden dürfte.

Denn wenn auch die Schicksale der chromatischen Substanz im ersten Furchungskern des Seeigeleies nicht in allen Fällen klargestellt werden können, lassen sich doch unter Umständen auch hier männlicher und weiblicher Anteil dauernd auseinander halten. In Eiern nämlich aus Individuen, die ich einige Tage im Aquarium gehalten hatte, und die, wie das Fehlen der Polyspermie und die völlig reguläre Entwickelung lehrten, in keinem irgend erheblichen Grad geschädigt sein konnten, war doch eine Verschiebung der normalen Entwickelungsbedingungen insofern eingetreten, als hier, genau so, wie ich es oben von Tiara beschrieben habe, die weibliche Kernsubstanz sich bereits zu einzelnen Schleifen kontrahierte, ehe noch das männliche Chromatin aus der Zusammenhäufung zu einem kugeligen Körper sich gelöst hatte. Solche Fälle, die ich in den größten Mengen beobachtet habe, sind in den Figuren 46—48 dargestellt. Die Bilder stimmen so vollkommen mit denen von Tiara (Fig. 36—38) überein, daß ich auf eine nähere Beschreibung verzichte und nur hervorhebe, daß man in den beiden ersteren Figuren, wo die Chromosomen des Spermakerns noch dicht zusammengeballt sind, die weiblichen Schleifen auf neun bestimmen kann, wogegen in dem Präparat der Fig. 48 eine Zahlenbestimmung nicht möglich ist.

Leider hatte ich nach diesen Erfahrungen nicht mehr die Zeit, um auch noch einmal an den Eiern frisch gefangener Weibchen die Vorgänge im ersten Furchungskern eingehend zu prüfen. Es scheint mir, daß sich auch in diesen Fällen ein Selbständigbleiben des väterlichen und mütterlichen Chromatins müsse verfolgen lassen. Die Angaben von FLEMMING (22), die genauesten, die wir über diesen Gegenstand besitzen, dürften eher für als gegen diese Annahme sprechen; so heißt es bei diesem Forscher (pag. 20): „Nach den Bildern, die nun (d. h. auf die Kernverschmelzung) folgen, läßt sich annehmen, daß die chromatische Substanz des Samenfadenkopfs sich nach ihrem Aufgehen in die Kernmembran in den Raum des Eikerns hinein verteilt, indem sie dabei nicht eine eigentliche Auflösung erleidet, sondern im ganzen in sich in Zusammenhang bleibt."

Allein auch ohne den sicheren Nachweis für alle Fälle zu besitzen, zweifle ich nicht, daß das Verhalten der beiden elterlichen Chromatinteile zu einander stets das gleiche ist; denn es ist sicherlich gerechtfertigt, daß wir diejenigen Fälle, in denen wir nichts sehen, nach jenen beurteilen, wo wir das Schicksal der uns interessierenden Substanzen klar verfolgen können.

Schließlich habe ich den im vorstehenden gemachten Zahlenangaben noch einiges anzufügen. Ich habe bis jetzt nur Fälle beschrieben, in denen die Chromosomen in der Zahl 9 bezw. 18 vorhanden sind, und in der That konnte ich diese Zahlen, wenn ich alle Stadien vom Keimbläschen bis zur ersten Furchungsspindel zusammenrechne, in etwa 40 Eiern feststellen. Neben diesen sind mir nun 4 andere Fälle vorgekommen, in denen ich mit voller Sicherheit andere Zahlen konstatieren konnte, nämlich einmal in einem Keimbläschen anstatt 9, 18 Elemente, und einmal in einer ersten Richtungsspindel gleichfalls 18 Chromosomen anstatt 9. Dieser Fall ist in Fig. 50 gezeichnet; die Vermutung, daß es sich um ein Stadium mit Tochterelementen handeln könne, ist nach der Größe und Gruppierung der Körner (das Ei ist nicht im geringsten gepreßt) ausgeschlossen. Der dritte Fall ist der in Fig. 45 dargestellte, wo in der Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel 27 Chromosomen vorhanden sind, während im vierten (Fig. 51) 23 gezählt werden konnten.

Die Seltenheit, in der diese Zahlen im Vergleich zu den Zahlen 9—18 zur Beobachtung kamen, unterdrückt von vornherein den Gedanken an Willkür und Gesetzlosigkeit. Jene abweichenden

Zahlen sind gewiß nicht so zu deuten, daß die gleiche Chromatinmenge sich das eine Mal in 18, ein anderes Mal in 27 oder 23 Segmente zerlege, sondern wir müssen, wo wir diesen Ausnahmezahlen begegnen, annehmen, daß die Zelle entweder schon bei ihrer Entstehung eine entsprechende Zahl von Chromosomen erhalten hat oder daß die zunächst normale Zahl während des Bestehens der Zelle sich vermehrt hat, wie dies durch eine Spaltung der chromatischen Elemente o h n e Zellteilung möglich wäre. Zu einer solchen Auffassung drängen überdies nicht nur meine Erfahrungen über die Bedingungen der Elementzahl bei Ascaris megalocephala (15, pag. 171 ff.), sondern auch der Umstand, daß die konstatierten abnormen Zahlen zu den normalen in einem einfachen Verhältnis stehen oder wenigstens leicht aus diesen abgeleitet werden können. Um dies zu erläutern, sei es mir gestattet, einen Weg anzudeuten, auf welchem die vier erwähnten abweichenden Zahlen mit einem Schlage erklärt werden können.

Wie aus den normalen Zahlen zu erschließen ist, geht aus einem befruchteten Ei mit 18 Chromosomen ein Organismus hervor, dessen Ei- oder Samenzellen 9 Chromosomen enthalten. Es findet also in den Geschlechtszellen auf eine uns unbekannte Weise eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte statt. Angenommen nun, diese Reduktion unterbleibt abnormer Weise in einem Ei, bezw. dessen Vorfahren, so erhalten wir den beschriebenen Fall des Keimbläschens und der ersten Richtungsspindel mit 18 Chromosomen. Entwickelt sich ein solches Ei weiter, so muß der Eikern, da er sich aus 18 Chromosomen aufbaut, die gleiche Zahl für die erste Furchungsspindel liefern, und wenn nun dazu die 9 Elemente eines normalen Spermakerns kommen, so enthält die Spindel 27 Chromosomen, wie in Fig. 45. Geht dann weiterhin aus einem solchen Ei ein Seeigel hervor, so muß die Zahl der Chromosomen in den Ei- oder Samenzellen desselben, infolge der Reduktion auf die Hälfte, 13 oder 14 betragen; und das befruchtete Ei, das sich aus einer solchen Geschlechtszelle und einer normalen mit 9 Elementen zusammensetzt, besitzt 22 oder 23 Chromosomen, welch letztere Zahl in der Äquatorialplatte der Fig. 51 festgestellt werden konnte.

Ich bin durchaus nicht der Meinung, daß diese Erklärung der von mir beobachteten abnormen Zahlen die richtige sein müsse, sondern ich will damit nur zeigen, daß eine Reihe solcher Ausnahmezahlen aus einer einzigen, einmaligen Unregelmäßigkeit — und daß solche vorkommen, ist erwiesen — abgeleitet werden können.

B. Litteratur.

Für die Absichten dieser Arbeit wäre es zwecklos, alle Angaben zusammenzustellen, welche der chromatischen Substanz bei der Eireifung und Befruchtung im allgemeinen gedenken; vielmehr kann es sich lediglich darum handeln, diejenigen Daten zu sammeln, welche sich auf die Zahl und Teilungsart der Chromosomen sowie auf das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins beziehen. Bei dieser Beschränkung bleibt von den älteren Abhandlungen und von den zahlreichen Notizen, welche bei Gelegenheit embryologischer Untersuchungen die ersten Entwickelungsvorgänge berühren, nur äußerst weniges zu berücksichtigen übrig; und selbst manche ausführliche Spezialarbeit der jüngsten Zeit, wie diejenige von Vejdovsky (41), kommt für unseren Gegenstand nicht in Betracht.

I. Richtungskörperbildung.

Die erste genaue Darstellung von den Schicksalen der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper glaube ich selbst (Zellen-Studien, Heft I) für die Eier von Ascaris megalocephala und lumbricoides geliefert zu haben. Ich kann mich hier damit begnügen, auf jene Arbeit zu verweisen, um so mehr, als die bei den genannten Nematoden gewonnenen Resultate vollkommen mit den im vorstehenden mitgeteilten übereinstimmen. Nachdem ich bereits bei jener Gelegenheit die Angaben meiner Vorgänger sowie die Mitteilungen Carnoy's (20) über die Eireifung bei einigen anderen Nematoden ausführlich besprochen habe, glaube ich auch auf diese Arbeiten hier nicht näher eingehen zu müssen, sondern mich darauf beschränken zu können, meine damals geäußerte Überzeugung zu wiederholen, daß die von den meinigen abweichenden Resultate jener Autoren zum größten Teil auf pathologischen Veränderungen der sehr empfindlichen Nematodeneier beruhen.

Von der übrigen Litteratur über Richtungskörperbildung ist eine Angabe Blochmann's (6) über Richtungsspindeln bei Blatta germanica von Interesse. Der genannte Forscher fand hier (pag. 553) in einzelnen Präparaten, daß „jedes Kernplattenelement aus vier Kügelchen zu bestehen schien“. Ohne Zweifel handelt es sich hierbei um die jetzt in zahlreichen Fällen festgestellte Vierteiligkeit der Chromosomen in der ersten Richtungsspindel, deren Bedeutung ich zuerst bei Ascaris megalocephala aufgeklärt

habe. Es kann aus jener Angabe BLOCHMANN's mit Bestimmtheit der Schluß gezogen werden, daß die Reifungsvorgänge bei Blatta germanica ganz so verlaufen wie bei den von mir studierten Objekten.

In jüngster Zeit hat GARNAULT (26) Mitteilungen über die Bildung der Richtungskörper bei verschiedenen Helix-Arten gemacht, von denen ich an dieser Stelle nur die Angabe zu erwähnen habe, daß die erste Spindel 16—20 U-förmige Chromosomen enthält, welche durch Längsspaltung halbiert werden. Aus der Darstellung des französischen Forschers ist nicht zu ersehen, ob die Zahl der Chromosomen in verschiedenen Eiern zwischen 16 und 20 variiert oder ob die angegebenen Zahlen lediglich Grenzwerte einer nur mit annähernder Genauigkeit ausführbaren Schätzung vorstellen sollen. Nachdem ich bei verschiedenen Mollusken die Zahl der Chromosomen in den Richtungsspindeln mit Sicherheit auf 16 habe bestimmen können, halte ich es nicht für unwahrscheinlich, daß diese Zahl auch für die Gattung Helix Geltung besitzt.

GARNAULT hebt hervor, daß auf die Abtrennung des ersten Richtungskörpers entweder sofort die Bildung der zweiten Spinde folgt, wobei sich, wie ich dies oben für die abgehandelten Mollusken und für Echinus microtuberculatus geschildert habe, die im Ei zurückbleibende Strahlenkugel teilt, oder daß sich zwischen die beiden Teilungen ein Ruhestadium des Kerns (bläschenförmiger Kern) einschaltet. Der Autor führt diese Verschiedenheit wohl mit Recht darauf zurück, daß der Prozeß das eine Mal rascher, das andere Mal langsamer ablaufe; wissen wir doch durch andere Untersuchungen — ich führe nur die Abhandlungen von KUPFFER und BENECKE (34) und A. A. BOEHM (9) über das Neunaugenei an — daß in Eiern, bei denen sich zwischen die Ausstoßung der beiden Richtungskörper eine längere Pause einschiebt, stets ein ruhender Kern (BOEHM's provisorischer Eikern) sich ausbildet. Immerhin ist es interessant, daß bei einer und derselben Ei-Art die Chromosomen der zweiten Spindel im einen Fall direkt von den im Ei zurückgebliebenen Tochterelementen der ersten gebildet werden, während sie im andern Fall aus dem Gerüst eines ruhenden Kerns hervorgehen. Es scheint mir daraus geschlossen werden zu müssen, daß dieses Ruhestadium die Chromosomen in dem nämlichen Zustand entläßt, in dem es dieselben empfangen hat, abgesehen natürlich von Umwandlungen, die sich allenfalls unabhängig von jener Metamorphose vollziehen könnten.

II. Befruchtung.

Für diesen Teil unseres Gegenstandes fließen die Litteraturquellen etwas reichlicher; nicht allein, weil mehrere neuere Arbeiten von dem durch E. VAN BENEDEN geschaffenen Standpunkt aus sich mit dem Verhalten der Kerne bei der Befruchtung beschäftigen, sondern auch, weil der eine Hauptpunkt: in welche Beziehung väterliches und mütterliches Chromatin zu einander treten, unter Umständen ohne direktes Studium dieser Substanz entschieden werden kann.

Ich halte es für zweckmäßig, die Angaben, welche ich hier aufzuführen habe, nach den Tierkreisen, auf welche sich dieselben beziehen, zu ordnen.

a) Coelenteraten.

Im III. Teil seiner Beiträge (30) beschreibt O. HERTWIG den Befruchtungsvorgang bei der Meduse Mitrocoma Annae in folgender Weise (pag. 182): „Im Verlauf einer halben Stunde (nach dem Eindringen des Spermatozoon) vergrößert sich der kleine Körper (Spermakern) und erkennt man jetzt deutlicher die zwei an der Berührungsfläche sich abplattenden Kernvakuolen, von welchen die kleinere, der Spermakern, dem größeren Eikern mützenförmig aufsitzt .... Plötzlich verschwinden unter dem Auge des Beobachters die beiden vakuoligen Gebilde, so daß jetzt das Ei anscheinend kernlos ist. Setzt man indessen Essigsäure an den Rand des Deckgläschens zu, so tritt mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit eine faserige Spindel hervor, um deren Spitzen der Dotter eine strahlige Anordnung besitzt.“ Diese Schilderung stimmt wesentlich mit derjenigen überein, welche O. HERTWIG von dem gleichen Vorgang bei Sagitta gegeben hat. Wie dort lege ich das Hauptgewicht darauf, daß beide Kerne verschwinden, d. h. ohne zu verschmelzen, aufgelöst werden, woraus ein Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromatinteile ohne weiteres folgt.

Der Umstand, daß die beiden Kerne im Moment ihrer Auflösung verschiedene Größe besitzen, scheint auf den ersten Blick dafür zu sprechen, daß das Ei eine größere Chromatinmenge zur ersten Furchungsspindel beisteuert als das Spermatozoon. Allein die Erfahrungen, die ich bei der Meduse Tiara gewonnen habe, machen mir eine andere Deutung dieser verschiedenen

Kerngröße wahrscheinlicher. Wir haben bei der Besprechung jenes Objekts gesehen, daß die väterlichen Chromosomen sich direkt aus dem kugeligen Chromatinklumpen des Samenfadens entwickeln, zu welcher Entfaltung sie einen im Vergleich zum Eikern ziemlich kleinen Raum nötig haben, obgleich sie an Zahl den weiblichen Schleifen gleichkommen. Und bei Echinus microtuberculatus, welcher Seeigel sich der Meduse Tiara so äußerst ähnlich verhält, hat sich gezeigt, daß, wenn die beiden Kerne sich ohne Verschmelzung für die Teilung vorbereiten (Fig. 54), der Spermakern an Größe beträchtlich hinter dem Eikern zurückbleibt, trotzdem auch hier die Chromatinmenge in beiden Kernen die gleiche ist. Speziell nach diesem letzteren Fall scheint mir das Verhalten bei Mitrocoma Annae beurteilt werden zu müssen; den Grund der verschiedenen Kerngröße sehe ich hier wie dort darin, daß der Spermakern das bei Ascaris meg., Sagitta, Pterotrachea etc. vorhandene „Ruhestadium" überspringt, wofür die Erklärung wiederum darin zu suchen sein dürfte, daß die Befruchtung in den einen Fällen vor, in den anderen erst nach der Bildung der Richtungskörper erfolgt.

b) Würmer.

Nur der Vollständigkeit wegen erwähne ich hier die schon in der Einleitung hinlänglich gewürdigte Arbeit E. van Beneden's über die Befruchtung von Ascaris megalocephala. An diese grundlegenden Untersuchungen schließen sich diejenigen Carnoy's (20) an, der für vier weitere Nematoden eine selbständige Vorbereitung der beiden Geschlechtskerne zur Teilung nachweisen konnte. Es heißt bei diesem Forscher (pag. 69): „On ne pourrait distinguer le noyau mâle du noyau femelle . . . La forme pelotonnée était semblable dans les deux noyaux de conjugaison; il en est de même des tronçons qui en proviennent: longueur, volume, forme générale, contours extérieurs, coloration par les réactifs, tous leurs caractères visibles, en un mot, sont identiques." Carnoy hat auch die Zahl der aus jedem Kern hervorgehenden Chromosomen feststellen können, und zwar ergaben sich bei Filaroides mustelarum für jeden Kern 8, bei Spiroptera strumosa je 6, bei Ophiostomum mucronatum gleichfalls je 6 und bei Coronilla (sp.?) je 4 Elemente.

Aber auch älterer Angaben haben wir hier zu gedenken. So scheint mir schon aus der Beschreibung und aus den Zeichnungen, welche Auerbach (2) von der Vereinigung der Geschlechtskerne bei Ascaris (Rhabdonema) nigrovenosa giebt, geschlossen werden

zu müssen, daß auch bei diesem Nematoden in jedem Kern die selbständigen Schleifen gebildet sind, ehe eine Verschmelzung der beiden Vakuolen eintritt. Denn wenn nicht, wie ich fast vermuten möchte, ein Zusammenfließen der beiden Kernräume überhaupt unterbleibt, indem nach unseren übrigen Erfahrungen die in AUERBACH's Fig. 8 (Taf. IV) gezeichnete rhombische helle Stelle nicht mehr einen Kern, sondern die erste Furchungsspindel vorstellt, so ist doch dieses Bild mindestens ein der Kernauflösung unmittelbar vorhergehendes; und wenn also auf diesem Stadium nach der Angabe AUERBACH's noch eine oberflächliche, der Berührungsfläche der beiden Kerne entsprechende Grenzlinie sichtbar ist, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß sich die Ausbildung der Schleifen schon zu einer Zeit vollzieht, wo die Kerne noch vollkommen voneinander getrennt sind.

Mit noch größerer Sicherheit in diesem Sinn zu deuten ist die Beschreibung, welche O. HERTWIG (29, pag. 24) von Nephelis giebt. Er sagt: „Eine Verschmelzung derselben (der beiden Geschlechtskerne) zu einem einfachen Kern ist mir trotz Durchmusterung vieler Präparate nicht vor die Augen gekommen, auch nicht in den Cocons, in denen ich konjugierte Kerne und Eier in Vorbereitung zur Zweiteilung gleichzeitig antraf. Wahrscheinlich ist dieses Stadium daher nur von kurzer Dauer. Vielleicht findet auch die Verschmelzung in der Mehrzahl der Fälle erst dann statt, wenn die abgeplatteten zwei Kerne sich zu strecken und zur Spindel umzuformen beginnen."

c) Mollusken.

Auch für einige Mollusken gestatten uns die äußerst sorgfältigen Angaben O. HERTWIG's (30) den sicheren Schluß, daß Ei- und Spermakern die zur Teilung führende Metamorphose selbständig durchlaufen. So heißt es (pag. 202) von Mytilus: „Am lebenden Objekt bemerkt man bald nach der Hervorknospung des zweiten Richtungskörpers unter ihm einen hellen Fleck in der Dotterrinde und gleichzeitig einen zweiten gleichbeschaffenen Fleck im Zentrum des Eies, man sieht dieselben sich vergrößern, aufeinander zurücken und verschmelzen, dann undeutlich werden und bald darauf eine Doppelstrahlung sich ausbilden." — Hier ist zwar von Verschmelzung die Rede, allein nach der Satzkonstruktion werden beide Kerne undeutlich, so daß wohl unter Verschmelzung nur die dichte Aneinanderlagerung zu verstehen ist.

Für Tiedemannia Neapolitana und Cymbulia Pe-

ronnii giebt O. HERTWIG (pag. 205) folgende gemeinsame Beschreibung: „Dann sieht man an zwei gegenüberliegenden Punkten der Fläche, in welcher die beiden Kerne sich berühren, zwei matte Strahlensysteme auftauchen, die schon von FOL beschrieben worden sind. Plötzlich werden die Konturen der beiden Kerne undeutlich und es verschwinden rasch die beiden vakuolenartigen Räume, indem sich offenbar das umgebende Protoplasma mit dem Kernsaft mischt." Ich brauche dieser Beschreibung nach den Erläuterungen, die ich zu den ähnlich lautenden Stellen über Sagitta, Mitrocoma etc. gegeben habe, nichts hinzuzufügen.

Das Genaueste, was vor E. VAN BENEDEN über Ei- und Spermakern und die Beziehungen beider Kerne zu einander geschrieben worden ist, findet sich in E. L. MARK's Monographie: Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris (35). Ich hebe aus diesem nach jeder Richtung vorzüglichen Werk folgende Stellen hervor: pag. 220. „They (Ei- und Spermakern) become more or less flattened against each other, but an actual union, as observed in the case of many other animals, is not to be seen here." pag. 224: „The first cleavage nucleus does not have a morphological existence . . . The first evidences of the coming separation of the yolk have already made their appearance, while there are still two distinctly separate pronucleus." pag. 225: „Even in cases where the amphiaster of the first cleavage sphere has acquired an considerable extent, it is clear that the two pronuclei have not become fully amalgamated into a single structure, and it may possibly be questioned, if any portions of their substance have become confluent." — Der Autor verweist bei dieser Gelegenheit auf ein Bild (Fig. 85), welches ein Stadium zwischen meinen Figuren 14 und 11 (Taf. XI) repräsentiert, und sagt zur Erläuterung jener Figur folgendes (pag. 226): „In the vicinity of this plan of contact (Berührungsfläche der beiden Kerne) there are to be seen in each of the pronuclei a few highly refractive granules much smaller than the pronuclei (muß jedenfalls heißen: nucleoli) and not arranged in any discoverable order." — Diese „granules" sind nichts anderes als die fertigen Chromosomen, welche also in jedem Kern selbständig entstehen.

Man sieht hieraus, wie nahe MARK, abgesehen von den Zahlenverhältnissen, schon zu jenem Punkte vorgedrungen war, den dann VAN BENEDEN ganz und mit Bewußtsein erreicht hat.

Die Mitteilungen, welche GARNAULT in seiner oben schon angeführten Arbeit (26) über das Verhalten der Geschlechtskerne bei Helix und Arion macht, reichen über das, was MARK bei Limax gesehen hat, kaum hinaus. Wir erfahren, daß die beiden Kerne, welche sich von einem gewissen Punkt an völlig parallel entwickeln, niemals miteinander verschmelzen, wogegen sich über die Chromosomen nur folgende spärliche Notiz vorfindet (pag. 13): „De petites condensations chromatiques homogènes constituent une plaque nucléaire exactement semblable à celle de la première cinèse polaire, sans qu'il soit possible de définir la part qui revient à chacun des pronuclei dans son édification [1]."

Schon mehrere Jahre vor GARNAULT hat PLATNER (36) die Befruchtungsvorgänge bei Arion untersucht und dabei von den Schicksalen der Geschlechtskerne und ihrer Bestandteile eine Beschreibung gegeben, von welcher der französische Forscher sagt, daß er sich dieselbe nicht erklären könne. Ich selbst muß ge-

1) GARNAULT giebt an (pag. 13), daß bei der Ausbildung der ersten Furchungsspindel der größte Teil des Chromatins eines jeden Kerns in das Protoplasma übergehe und sich in demselben verteile. Den Beweis für diese Behauptung, die sich mit allem sonst Bekannten in Widerspruch setzt, muß man von der in Aussicht gestellten ausführlichen Abhandlung erwarten. Einstweilen möchte ich der Überzeugung Ausdruck geben, daß jene Angabe auf einer Vermengung verschiedener Kernbestandteile beruht. Ich habe bei Pterotrachea nach der Auflösung der beiden Kernbläschen neben einer jeden Chromosomengruppe eine vorher nicht nachweisbare Ansammlung grobkörnig aussehender Substanz gefunden, die sich in Essigkarmin beträchtlich stärker als das Protoplasma, jedoch weniger intensiv als die Schleifen tingierte. Ich kann kaum zweifeln, daß diese in Fig. 11 gezeichnete Substanz aus den Kernen stammt, habe aber ihre Entstehung nicht genauer verfolgt und deshalb oben nicht darüber berichtet. Ich vermute, daß GARNAULT diese Substanz, die sich vielleicht in den Eiern von Helix und Arion und bei Anwendung der von dem französischen Autor gebrauchten Reagentien noch stärker färbt, bei seiner Angabe im Auge hatte. Obgleich sich die körnige Substanz von den Chromosomen aufs deutlichste unterscheidet, wird man dieselbe als „Chromatin" bezeichnen, sobald man alles, was sich färbt, mit diesem Namen belegt. Allein wenn dieser Grundsatz bei der Anwendung des Wortes „Chromatin" als maßgebend aufgestellt wird, so ist es an der Zeit, daß wir uns für jene Substanz, welche wir unter den jetzt üblichen Namen „Chromosomen, chromatische Elemente, chromatisches Gerüst etc. als etwas Eigenartiges durch alle Formwandlungen verfolgen können, nach einer neuen Benennung umsehen.

stehen, daß ich manche von den Angaben PLATNER's mit dem, was ich beim Studium ziemlich zahlreicher Okjekte und speziell in den Eiern von Mollusken gesehen habe, nicht vereinigen kann, so namentlich die von ihm beschriebenen „Karyosomen", welche aus verschieden großen, kugeligen, achromatischen Körpern mit Chromatinkörnchen bestehen und je ein Chromatindoppelkorn zur ersten Furchungsspindel liefern sollen. Nachdem ich in den Molluskeneiern, gleich anderen Autoren, speziell GARNAULT, der das PLATNER'sche Objekt untersucht hat, im Kern ein Gerüst, aus dem sich Schleifen entwickeln, gefunden habe, möchte ich die Frage aufwerfen, ob die PLATNER'schen Karyosomen nicht Kunstprodukte, bezw. das Resultat falscher Deutung sind, entstanden durch Vermengung von Gerüstknoten oder Schleifendurchschnitten mit großen und zahlreichen achromatischen Nukleolen, und wohl erklärlich bei einer nicht ganz vorzüglichen Konservierung und bei der Betrachtung sehr dünner Querschnitte.

Eine weitere Differenz der PLATNER'schen Arbeit, speziell den GARNAULT'schen Untersuchungen gegenüber, liegt darin, daß der letztere Autor zwei sich parallel umwandelnde Geschlechtskerne, die bis zu ihrer Auflösung selbständig bleiben, konstatiert hat, wogegen PLATNER eine Vereinigung des kleinen Spermakerns mit dem großen Eikern zu einem einheitlichen ersten Furchungskern beschreibt. Unerklärlich, wie GARNAULT meint, scheint mir nun dieser Unterschied zwischen den Resultaten der beiden Autoren nicht zu sein. Denn wir wissen ja auch von anderen Eiern, daß die beiden Geschlechtskerne das eine Mal verschmelzen, das andere Mal selbständig bleiben; und besonders die Verschiedenheiten, welche das Ei von Echinus microtuberculatus hinsichtlich des gegenseitigen Verhaltens von Ei- und Spermakern darbietet, sind kaum geringer als die Differenzen, welche nach PLATNER und GARNAULT bei Arion vorkommen sollen.

Ich zweifle deshalb durchaus nicht an der allgemeinen Richtigkeit der PLATNER'schen Angaben und stimme seiner Behauptung bei, daß seine Beobachtungen entschieden für eine gesonderte Beteiligung der männlichen und weiblichen Kernteile am Aufbau der ersten Furchungsspindel sprechen. Besonders beweiskräftig finde ich in dieser Hinsicht seine Fig. 11, nach welcher die beiden Teilstücke (Karyosomen) des Spermakopfes noch zu einer Zeit deutlich erkennbar sind, wo die weiblichen Elemente bereits mit den Spindelfasern in Beziehung getreten sind. Dagegen läßt sich für die Frage, wie sich männliches und weibliches Chromatin in

ihren Mengen zu einander verhalten, aus der PLATNER'schen Arbeit kein Anhaltspunkt gewinnen, indem seine Angaben, nach denen man ein sehr beträchtliches Überwiegen der weiblichen Elemente annehmen müßte, mit seinen Figuren in offenbarem Widerspruch stehen. Betrachten wir sein klarstes Bild (Fig. 11), so finden wir hier die beiden Teilstücke des Spermakopfes sehr chromatinreich, besonders wenn man berücksichtigt, daß der chromatische Überzug der beiden kugeligen Stücke ja nur im optischen Schnitt als Ring gezeichnet ist. Daß später, wie PLATNER will, sich von jedem dieser beiden „Spermakaryosomen" nur zwei sehr kleine Chromatindoppelkörnchen (Fig. 12) ablösen sollen, erscheint ganz unmöglich. Ich bin deshalb der Überzeugung, daß das Spermakaryosom eine viel größere Zahl von Chromatinelementen liefert, daß diese sich allmählich von demselben abspalten und wie die weiblichen in die Spindel einbezogen werden, wo sie nun von diesen nicht mehr unterschieden werden können. Nach dieser Auffassung hätten sich in dem Kern der Fig. 12 bereits die meisten Elemente von den beiden achromatischen Körpern losgelöst; die beiden Chromatindoppelkörnchen eines jeden wären nur noch der letzte Rest. Etwas ganz Ähnliches haben wir ja in den Eiern von Tiara und Echinus microtuberculatus kennen gelernt. Daß aber auch bei Arion Ei- und Spermakern die gleiche Zahl von Chromosomen liefern, halte ich nach den von GARNAULT beschriebenen Fällen, in denen die beiden Kerne bis zu ihrer Auflösung vollkommen miteinander übereinstimmen, für höchst wahrscheinlich.

d) Arthropoden.

Für diesen Tierkreis habe ich nur eine einzige Notiz gefunden, welche unseren Gegenstand berührt; es ist dies die Schilderung, welche GROBBEN (27) von der Befruchtung bei Cetochilus septentrionalis geliefert hat. Ich führe die Stelle mit des Autors eigenen Worten an (pag. 6): „Wenn der Eikern centralwärts wandert, erscheint im Ei an einer anderen Stelle, und zwar, soviel ich in Erinnerung habe, stets am vegetativen Pole, nahe an der Oberfläche ein zweites, anfangs kleines helles Bläschen, welches ebenfalls in der Mitte einer strahligen Figur liegt. Dasselbe rückt, gleichfalls centralwärts wandernd, dem Eikern entgegen, während es gleichzeitig durch Imbibition mit Kernsaft zu einer ansehnlichen Größe heranwächst. Dieses zweite Gebilde ist offenbar der Spermakern. Endlich stoßen die beiden Kerne, Eikern und Spermakern, aneinander und sind nur noch durch eine zarte Wand voneinander

geschieden. Auf dieses Stadium folgt sogleich die Bildung der ersten Kernspindel." GROBBEN erwähnt, daß er den Prozeß am lebenden Ei verfolgt und mehrmals immer in der gleichen Weise hat ablaufen sehen. Also auch hier keine Kernverschmelzung, sondern Selbständigkeit bis zur Auflösung!

e) Wirbeltiere.

Über die Befruchtungsvorgänge bei Wirbeltieren haben wir durch die Untersuchungen A. A. BOEHM's (9) am Ei von Petromyzon Planeri genaueren Aufschluß erhalten. Trotz der großen technischen Schwierigkeiten, welche dieses Objekt der Untersuchung entgegenstellt, und obgleich speziell für das Studium des Chromatins die Bedingungen wegen der außerordentlichen Kleinheit der Elemente die denkbar ungünstigsten sind, war der Verfasser doch imstande, die Schicksale der beiden Geschlechtskerne bis in sehr feines Detail zu verfolgen und dabei Verhältnisse aufzudecken, welche, meines Wissens, sonst nirgends beobachtet worden sind und die geeignet erscheinen, über die Konstitution des Kerns wichtige Aufschlüsse zu gewähren. Ich gebe im folgenden die hauptsächlichsten der von BOEHM ermittelten Thatsachen, soweit sich dieselben auf die Kerne beziehen, möglichst mit des Autors eigenen Worten wieder (pag. 650): „Eine Viertelstunde etwa nach der Besamung fangen sowohl der Eikern wie der Spermakopf an, ihre Gestalt und ihren Bau zu verändern. Der weibliche Vorkern wird blaß, diffus, etwas größer. Der Spermakopf zerfällt in kugelige, zusammenhängende, lineär angeordnete Elemente .... Der Eikern hat während dessen die Gestalt eines echten deutlichen Kernes angenommen und kommt tiefer im Polplasma axial zu liegen. Der aus kugeligen Stücken (Meriten) bestehende Spermakopf (Spermatomeritenreihe) .... bewegt sich in einer senkrecht auf der Achse des Eies stehenden Bahn auf den Eikern zu. In der Nähe des Eikerns verlassen die Spermatomeriten die Centralmasse der Sonne .... und lagern sich, jetzt zu einem Haufen gruppiert, dem Eikern an. Das geschieht eine Stunde nach der Besamung. Nachdem die Spermatomeritengruppe den Eikern berührt hat, oder kurz vorher, zerfällt dieser ebenfalls in kugelige Stücke, Ovomeriten. Die Ovomeriten und Spermatomeriten berühren sich nun innig und zerfallen, indem sie sich binär teilen, in immer kleinere Stücke, ohne sich zunächst gegenseitig zu vermischen. Es entsteht in dieser Weise ein längliches, aus zwei Portionen bestehendes Gebilde ... Die Meritengruppen, die einander tangieren

sind ihrer Größe und Färbbarkeit nach voneinander zu unterscheiden. Die Ovomeriten sind kleiner, intensiver gefärbt, die Spermatomeriten sind größer und heller." Zunächst stellt jeder Merit ein gleichartiges Kügelchen dar (pag. 646), später besteht derselbe aus zwei Teilen, nämlich aus einer quantitativ bedeutenderen peripheren Hauptmasse, die sich schwach färbt, und je aus einem (resp. ein paar) intensiv tingierten, centralen Körperchen, dem Microsoma des Meriten. „Die Körper der Spermatomeriten sind größer und heller, die der Ovomeriten kleiner und dunkler." In Eiern, welche 4 Stunden nach der Besamung abgetötet worden sind, ist eine Trennung der beiden Gruppen nicht mehr nachzuweisen (pag. 646): „Ovomeriten und Spermatomeriten unterscheiden sich durch Größe und Färbung nicht mehr, sie liegen gemischt vor ... Dann beginnt ein Verschmelzungsprozeß ihrer peripheren Substanz und nur die Mikrosomen erscheinen noch gesondert. Aber diese fangen jetzt an, sich lineär aneinander zu reihen." Es bilden sich kurze Ketten aus 3—4 Mikrosomen, und diese Gebilde gruppieren sich nun zur Aquatorialplatte.

Um zu entscheiden, wie sich diese Thatsachen zu den an anderen Objekten ermittelten stellen, ist vor allem die Frage zu lösen: In welchem Verhältnis stehen die Boehm'schen Begriffe „Merit, Microsoma, Microsomenkette" zu den Begriffen „Kern, Kerngerüst, Chromosoma"? Wenn Boehm in seiner dem einen Objekt gewidmeten Spezialarbeit vermeiden konnte, diese Frage zu untersuchen, so glaube ich selbst, bei einer allgemeinen Betrachtung des Gegenstandes, den Versuch nicht unterlassen zu dürfen, die Erscheinungen, unter welchen der gleiche Vorgang bei verschiedenen Organismen verläuft, gegeneinander abzuschätzen. Als Ausgangspunkt für diese Vergleichung kann uns dasjenige Stadium dienen, welches im Neunaugenei ganz ebenso vorliegt wie in anderen Zellen: das der Äquatorialplatte. Die Elemente dieser Platte, die „Chromosomen", besitzen bei Petromyzon die Form von Körnern oder kurzen, rosenkranzförmigen Stäbchen, es sind „Microsomen" oder „Microsomenketten". Wie aus dieser Äquatorialplatte die beiden Tochterplatten hervorgehen, konnte von Boehm nicht festgestellt werden; doch dürfen wir meines Erachtens nicht zweifeln, daß dieselben durch eine Halbierung eines jeden Chromosomas der Äquatorialplatte ihre Entstehung nehmen. Von Wichtigkeit ist nun das weitere Schicksal der Tochterchromosomen; es heißt in dieser Hinsicht bei Boehm

(pag. 648): „Die Microsomen (einer jeden Tochtergruppe) bilden eine ungefähr linsenförmige Masse, ein jedes derselben umgiebt sich mit einem Hof, d. h. es bildet sich zu einem Merit aus (Karyomerit)". Der hiermit geschilderte Vorgang ist ohne Zweifel der nämliche, den schon andere Autoren, z. B. Bütschli und O. Hertwig, bei der Kernrekonstruktion beobachtet haben, und den ich selbst bei Ascaris megalocephala, wo die Verhältnisse im Vergleich zu Petromyzon Planeri wahrhaft riesige sind, genauer verfolgen konnte. Ich habe hierüber im II. Heft dieser Studien berichtet und daselbst in Fig. 45—47 einige Abbildungen dazu gegeben. Während in der großen Mehrzahl der Fälle bei Ascaris die Chromosomen jeder Tochterplatte ein gemeinsames Kernbläschen um sich erzeugen, konnte ich in einigen Eiern feststellen, daß jedes von den beiden für den Eikern bestimmten Tochterchromosomen der zweiten Richtungsspindel eine separate Vakuole um sich bildete (Fig. 45). Jedes dieser beiden Bläschen mit seinem chromatischen Inhalt wäre also nach Boehm's Terminologie ein „Karyomerit"; oder umgekehrt: der Karyomerit ist nichts anderes als ein typischer Kern, aber, seinem Namen entsprechend, nur ein Partialkern, indem er nicht die ganze der Zelle zukommende chromatische Kernsubstanz, sondern nur ein oder einige Chromosomen umschließt und demgemäß erst im Verein mit den übrigen Meriten dem einheitlichen Kern anderer Zellen äquivalent ist.

Ist aber diese Deutung für die Karyomeriten im allgemeinen richtig, so trifft sie auch für die Ovo- und Spermatomeriten zu. Ich betrachte demnach auch diese als echte (Partial-)Kerne, und finde in der Schilderung, die Boehm von den Schicksalen dieser Gebilde giebt, für meine Auffassung eine weitere Stütze. Die Meriten in dem Zustand gleichartiger Kügelchen (Böhm, pag. 646) sind in meinen Augen ruhende Partialkerne, wo die chromatische Substanz in den einzelnen Bläschen gleichmäßig, wahrscheinlich in Form eines allerfeinsten Gerüstes verteilt ist, entsprechend meiner Fig. 46 (Heft II, Taf. III). Die späteren Stadien, auf welchen sich in der schwach tingierten Hauptmasse eines jeden Meriten entweder in der Einzahl oder zu mehreren intensiv gefärbte Körperchen (Microsomen) und schließlich Microsomenketten nachweisen lassen, repräsentieren, wie ich glaube, die Kontraktion des Gerüstes zu je einem (?) Chromosoma, entsprechend meiner Fig. 47, worauf endlich der von Boehm beschriebene Verschmelzungsprozeß der peripheren Meritensubstanz der überall vorkommenden Auflösung der Kernvakuole vor Ausbildung der Teilungsfigur entspricht.

So weit lassen sich, wie mir scheint, die Vorgänge im Neunaugenei mit den sonst bekannten ohne Schwierigkeit in Einklang bringen; allein nun habe ich eine Erscheinung anzuführen, welche einen sehr wesentlichen Unterschied bedingt. In dem erwähnten Fall, in welchem ich bei Ascaris megalocephala Ovomeriten beobachtet habe, liegen die Verhältnisse so, daß diese Partialkerne schon bei der Bildung der Zelle als solche entstehen und daß sie sich bis zu ihrer Auflösung in gleicher Zahl erhalten. Bei Petromyzon dagegen hat Boehm gefunden, daß auf frühen Stadien ein einheitlicher ruhender Eikern angetroffen wird, der erst allmählich durch Zerklüftung in immer zahlreichere Ovomeriten zerfällt; und an den anfänglich nur in geringer Zahl vorhandenen Spermatomeriten spielt sich gleichfalls ein solcher Vermehrungsprozeß ab.

Wie ist diese Zerklüftung zu erklären? Wir wissen, daß die Entstehung eines Kernbläschens bedingt ist durch das Vorhandensein eines oder mehrerer Chromosomen, wir wissen, daß die Auflösung desselben im allgemeinen von einem bestimmten Zustand des chromatischen Inhalts abhängig ist, wir dürfen behaupten, daß die Größe eines Kernbläschens von der in ihm enthaltenen Chromatinmenge bestimmt wird, ja, wir kennen Fälle, welche zeigen, daß auch die Form der Vakuole bis zu einem gewissen Grad von der Gestaltung des chromatischen Inhalts beherrscht wird. So werden wir wohl nicht fehlgehen, wenn wir annehmen, daß auch für die Teilung einer Kernvakuole die Ursache in der chromatischen Substanz zu suchen ist. Ich stelle mir demnach das Zustandekommen jener Zerklüftung so vor, daß sich in dem Chromatingerüst einzelne Centren ausbilden, welche, einen bestimmten Umkreis des Gerüstes beherrschend, diesen gegen den übrigen Bereich abgrenzen, wobei die einfachste und natürlichste Annahme die sein wird, daß jeder in einem definitiven Ovo- oder Spermatomeriten enthaltene Gerüstbezirk einem einzigen der für die erste Furchungsspindel bestimmten Chromosomen entspricht. Ist diese Deutung zulässig, so liegt der Unterschied zwischen den Befunden Boehm's bei Petromyzon und dem sonst konstatierten Verhalten wesentlich in folgendem: Während sich in den letzteren Fällen die chromatische Substanz einer Zelle lediglich auf jenem Stadium, wo sie in dem Zustand kompakter Stränge vorliegt, als ein Vielfaches, entsprechend der jeweils vorhandenen Chromosomenzahl, zu erkennen giebt, würde bei Petromyzon diese Multiplizität schon während des Gerüststadiums hervortreten; und es wäre

diese Erscheinung eine sehr wichtige Stütze für die Hypothese, daß das Gerüst eines jeden Kerns aus einer Anzahl selbständiger Bezirke (je einem Chromosoma entsprechend) zusammengesetzt ist. Was schließlich die relativen Mengen und das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins im Neunaugenei anbelangt, so liegen die Verhältnisse viel zu ungünstig, als daß hierüber ein sicherer Aufschluß zu gewinnen wäre. Besonders über die Mengenverhältnisse läßt sich infolge der eigentümlichen Kernzustände gar nichts aussagen; denn auf jenen Stadien, wo der väterliche und mütterliche Anteil noch scharf auseinander gehalten werden können, befinden sich dieselben in einer so verschiedenen Entwickelungsphase, daß sie sich nicht miteinander vergleichen lassen, und später, wenn die männlichen und weiblichen Meriten einander gleich sind, sind dieselben zugleich zu einem so einheitlichen Haufen zusammengedrängt, daß sich die Herkunft der einzelnen Meriten nicht mehr feststellen läßt. Eher noch scheint mir die Frage nach dem gegenseitigen Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins gelöst werden zu können. Wenn wenigstens meine Deutung richtig ist, daß die von BOEHM beschriebene Metamorphose der Ovo- und Spermatomeriten nichts anderes ist als die bekannte Vorbereitung eines Kerns zur Teilung, so würde daraus folgen, daß auch im Neunaugenei die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein väterlicher, zum anderen rein mütterlicher Abstammung sind.

C. Zusammenfassung und Folgerungen.

Die Kenntnis der Reifungs- und Befruchtungsvorgänge bei einer größeren Zahl von Eiern aus den verschiedensten Tierabteilungen gestattet die Aufstellung einer Anzahl allgemein gültiger Gesetze, an welche sich weiterhin einige nicht unwichtige Betrachtungen anknüpfen lassen.

I. Richtungskörperbildung.

1) Die Ausstoßung der Richtungskörper verläuft überall unter den Erscheinungen der echten karyokinetischen Teilung, d. h. es werden bei der Bildung eines jeden Richtungskörpers die vorhandenen Chromosomen halbiert und in ihren Hälften auf die beiden Tochterzellen verteilt. Wo die Chromosomen in einer Dimension besonders stark entwickelt sind, also die Form von Stäbchen oder Fädchen besitzen, geschieht die Spaltung in der Längsrichtung. Von einer „Pseudokaryokinese“ im Sinne VAN BENEDEN's kann

also bei diesem Vorgang nirgends die Rede sein. Ebensowenig bietet sich der geringste Anhaltspunkt für die Hypothese WEISMANN's (43) dar, daß die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führende Kernteilung als „Reduktionsteilung" zu der gewöhnlichen „Äquationsteilung" in einen Gegensatz zu bringen sei (vergl. auch Punkt 4 und 16).

2) In einem und demselben Ei enthalten die beiden Richtungsspindeln die gleiche Zahl von Chromosomen. Wo bis jetzt diese Zahlenübereinstimmung festgestellt worden ist, folgt dieselbe einfach daraus, daß die im Ei zurückbleibenden Tochterelemente der ersten Richtungsspindel direkt in die zweite Spindel als Mutterelemente übergehen.

3) Die sog. Eireifung bietet uns demnach einen Fall dar, wo wir das Schicksal der einzelnen Chromosomen während der ganzen Dauer des Bestehens einer Zelle — der Eimutterzelle[1]) — verfolgen können. Die Thatsache, daß die Chromosomen, welche bei der Teilung dieser Zelle (Bildung des zweiten Richtungskörpers) vorhanden sind, identisch sind mit denjenigen, welche die Zelle bei ihrer Entstehung erhalten hat, legt den Schluß nahe, daß auch in jenen Zellen, wo sich die Schicksale der einzelnen Elemente der Beobachtung entziehen, ein Gleiches der Fall sei. Es bildet also dieses Verhalten eine neue Stütze für die Hypothese, daß die Chromosomen im ruhenden Kern ihre Selbständigkeit bewahren.

4) Eine Eigentümlichkeit, welche an den chromatischen Elementen der ersten Richtungsspindel ziemlich häufig und in den verschiedensten Tierabteilungen (bei Cölenteraten, Würmern, Mollusken und Arthropoden) zur Beobachtung kommt, ist deren Vierteiligkeit. Die Bedeutung dieser Erscheinung habe ich bereits in meinen Arbeiten über das Ascaridenei erörtert. Die Angaben, welche ich über die Reifungsvorgänge bei jenem viel umstrittenen Objekt gemacht habe, werden durch meine im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen an anderen Objekten vollkommen bestätigt; und die Gesamtheit der Thatsachen, welche gegenwärtig über die Richtungskörperbildung bekannt sind, ist geeignet, auch einen letzten noch allenfalls obwaltenden Zweifel an der Richtigkeit meiner Deutung zu beseitigen. Die von der meinigen abweichenden Auffassungen des Vorgangs beruhen darauf, daß man das, was ich

---

1) Zum Verständnis dieser Bezeichnung verweise ich auf meinen Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper". Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München. Bd. II, H. 3, 1886.

als ein einziges vierteiliges Chromosoma betrachte, als eine Gruppe von entweder 4 einfachen (Carnoy) oder 2 zweiteiligen Chromosomen (Kultschitzky) in Anspruch nahm. Konnte eine derartige Betrachtungsweise schon auf Grund der von mir bei Ascaris megalocephala nachgewiesenen chromatischen Brücken zwischen den 4 prismatisch zusammengefügten Stäbchen als irrtümlich bezeichnet werden, so wird derselben durch meine neueren Beobachtungen vollends der letzte Schein von Berechtigung entzogen. Meine Resultate bei Sagitta stellen es außer Zweifel, daß das aus 4 Stäbchen bestehende chromatische Element der ersten Richtungsspindel nicht durch Zusammenfügung von 4 früher selbständigen Elementen gebildet wird, sondern daß die Vierteiligkeit durch Spaltung eines ursprünglich einheitlichen Chromosomas zustande kommt, ganz ebenso, wie die sonst bekannten zweiteiligen Stäbchen oder Schleifen ihre Entstehung einem Teilungsprozeß verdanken. Und weiterhin geht aus einer vergleichenden Betrachtung des Vorgangs mit Sicherheit hervor, daß jener Vierteilung nicht eine besondere Bedeutung zukommt, welche die Bildung des ersten oder beider Richtungskörper als einen Teilungsvorgang besonderer Art von der gewöhnlichen Karyokinese unterschiede. Denn wir finden — und zwar selbst bei sehr nahestehenden Formen (Ascaris meg. und lumbr., Pterotrachea und Carinaria) — daß die Chromosomen der ersten Spindel das eine Mal nur in die beiden bei dieser Teilung zu trennenden Schwesterhälften gespalten sind, während das andere Mal diese letzteren bereits selbst wieder eine Spaltung aufweisen, und aus allen bis jetzt vorliegenden Beobachtungen läßt sich eine ziemlich kontinuierliche Reihe aufstellen von solchen Fällen an, wo die Spaltung der in der zweiten Richtungsspindel zu halbierenden Elemente erst in der Äquatorialplatte dieser Spindel sichtbar wird, bis zu solchen, wo dieselbe schon im intakten Keimbläschen hervortritt. Wir wissen ja auch von anderen Objekten, daß der Zeitpunkt, mit welchem die Teilung eines Chromosomas zuerst nachweisbar wird, in sehr verschiedene Phasen des karyokinetischen Prozesses fallen kann. Daß dieselbe bei der Richtungskörperbildung unter Umständen so außerordentlich weit — bis über die vorhergehende Teilung hinaus — zurückverlegt wird, dafür ergibt sich die Möglichkeit dadurch, daß in der Regel zwischen den beiden Teilungen kein Ruhestadium der Chromosomen eingeschaltet wird. Ich glaube, diese Verhältnisse dürfen hiermit ihre definitive Erledigung gefunden haben.

5) Die in den beiden Richtungskörpern ausgestoßenen Elemente sind für unser Auge vollkommen identisch mit denjenigen, welche, aus der gleichen Teilung hervorgehend, im Ei verbleiben. Der erste Richtungskörper erhält vielfach (Ascaris meg., Sagitta, Tiara, Pterotrachea etc.) zweiteilige Stäbchen oder Schleifen, Elemente also, die gewissermaßen eine Zellteilung erwarten und dadurch andeuten, daß die bei manchen Tieren noch bestehende Teilung des ersten Richtungskörpers früher ein allgemeines Vorkommnis war.

6) In mehreren Fällen, in welchen für die erste Furchungsspindel ein Bau mit distinkten Polen und „Protoplasmastrahlung" nachgewiesen werden kann, fehlen diese Bildungen in den Richtungsspindeln (Ascaris, vielleicht alle Nematoden, Ascidia mentula, wahrscheinlich alle Ascidien, Sagitta). Wie ich dies schon früher (13) erörtert habe, scheint mir diese Thatsache für unsere Einsicht in das Wesen der Befruchtung von großer Bedeutung zu sein [1]).

7) In jenen Eiern, wo die Richtungsspindeln aus zwei Strahlensonnen kombiniert sind, entstehen die Pole der zweiten Spindel durch Teilung des im Ei zurückbleibenden Poles der ersten.

II. Befruchtung.

8) In dem Verhalten der chromatischen Substanz bei der Befruchtung zeigt sich in verschiedener Hinsicht eine gewisse Varia-

---

1) Ich will bei dieser Gelegenheit einen Einwand zur Sprache bringen, den Platner (38) gegen meine Anschauungen über das Wesen der Befruchtung erhoben hat. Platner hat die Ausbildung der ersten Richtungsspindel im Ei von Aulostomum gulo studiert und sagt hierüber (pag. 211): „Die Konstatierung eines Centrosomas im Eie, sowie die allmähliche Ausbildung zweier typischen Archoplasmakugeln um die beiden Tochtercentrosoma, wie ich sie beschrieben habe, ist ein wichtiges Phänomen, welches die theoretischen Schlufsfolgerungen, zu welchen Boveri gekommen ist, ohne weiteres auszuschliefsen berechtigt". — Ohne mich hier auf eine Verteidigung meiner Hypothese einlassen zu wollen, möchte ich doch einstweilen konstatieren: erstens, daß Platner ja nur die Bildung der ersten Richtungsspindel untersucht hat und also für sein Objekt gar nicht angeben kann, wie es im reifen Ei, auf das es doch ankommt, mit den Centrosomen bestellt ist, und zweitens, daß die Anwesenheit eines Centrosomas in vielen reifen Eiern mir bei der Aufstellung meiner Hypothese — auf Grund der Beobachtungen von Bütschli, O. Hertwig, Fol u. a. — nicht im mindesten zweifelhaft war, was ganz deutlich aus dem Satz hervorgeht (13, pag. 162): „Im allgemeinen wird sich die Rückbildung des Eicentrosomas erst nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers vollziehen".

bilität. Am auffallendsten ist auf den ersten Blick die Thatsache daß Ei- und Spermakern in den einen Fällen zu einem einheitlichen ersten Furchungskern verschmelzen, wogegen sie in anderen sich selbständig zur Teilung vorbereiten und sich, ohne zu verschmelzen, auflösen. Während das letztere Verhalten bisher als die Ausnahme gelten konnte, dürfen wir heute sagen, daß unter den genauer untersuchten und analysierten Fällen diejenigen, in welchen die Kerne nicht verschmelzen, weitaus die zahlreicheren sind. Auch ist es nicht etwa nur eine beschränkte Gruppe von Tieren, bei denen dieser Modus besteht, sondern wir kennen denselben mit Ausnahme der noch nicht untersuchten Molluscoideen von allen Tierkreisen: von den Coelenteraten (Mitrocoma), den Echinodermen (Echinus microtub., hier nur ausnahmsweise), von Würmern (Nematoden, Sagitten, Nephelis), Arthropoden (Cetochilus), Mollusken (Limax, Helix, Arion, Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë, Tiedemannia und Cymbulia), von Tunikaten (Cionia intestinalis) und auch von Wirbeltieren (Ctenolabrus)[1]).

9) Da die in Rede stehenden Variationen in dem gegenseitigen Verhalten der beiden Geschlechtskerne in den Eiern eines und desselben Tieres angetroffen werden (Ascaris meg., Cionia, Phyllirrhoë, Echinus microtub.), so müssen wir annehmen, daß dieselben gänzlieh bedeutungslos sind.

Zu ihrer richtigen Würdigung scheint mir nichts geeigneter zu sein als der Hinweis auf jene Fälle, wo eine durch Teilung entstandene Zelle die ihr zukommenden Chromosomen nicht in eine einzige Vakuole einschließt, sondern in mehrere 'Kernbläschen, die sich bis zur nächsten Teilung erhalten, so daß die Zelle also während der ganzen Dauer ihres Bestehens mehrkernig

---

1) Erst nach Fertigstellung dieser Arbeit erhielt ich durch die Freundlichkeit der Herren A. Agassiz und C. O. Whitman deren verdienstvolle Abhandlung: „The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic Stages of Development. Part First.“ Mem. of the Mus. of. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XIV, No. I. Die beiden Forscher geben in Fig. 32 (Pl. XXIII) von Ctenolabrus ein Bild, welches zwischen den beiden von Strahlen umgebenen Polen zwei sich innig berührende Vorkerne zeigt, in denen man bereits kontrahierte Chromosomen wahrnehmen kann. Unsere Erfahrungen an anderen Objekten lassen wohl keinen Zweifel, daß, wo ein solches Stadium vorliegt, keine Verschmelzung der Kerne mehr eintritt, sondern beide bis zu ihrer Auflösung selbständig bleiben.

ist[1]). Zwischen diesem Vorkommnis und der so häufig zu beobachtenden dauernden Zweikernigkeit der ersten Embryonalzelle besteht eine vollkommene Analogie. Auch sind es in beiden Fällen die gleichen Bedingungen, welche entweder zur Ein- oder zur Mehrkernigkeit führen. Die durch Teilung entstehende Zelle wird einkernig, wenn die ihr zugeteilten Chromosomen so dicht zusammengelagert sind, daß sie entweder gleich von Anfang an eine gemeinsame Vakuole um sich erzeugen oder daß wenigstens die zunächst um die einzelnen Elemente auftretenden Bläschen noch vor ihrer vollen Ausbildung sich berühren und verschmelzen. Ist dagegen der Abstand der einzelnen Teile während dieser Bildungsperiode zu groß, so wird die Zelle dauernd mehrkernig. Ebenso ist es bei der Befruchtung; die beiden in der ersten Embryonalzelle vereinigten Kerne verschmelzen, wie wir nach den zahlreichen vorliegenden Erfahrungen behaupten dürfen, dann zu einem einzigen, wenn sie vor Überschreitung des Gerüststadiums aufeinander treffen; wird dieser Zeitpunkt versäumt, so bleiben sie, auch bei dichtester Aneinanderlagerung dauernd getrennt. Es ist also ein sehr nebensächliches und zufälliges Moment, von dem diese Verschiedenheiten abhängen, und so kommt es, daß wir eventuell in den Eiern eines und desselben Muttertieres beiden Zuständen begegnen.

Die große Bedeutung, welche dem Selbständigbleiben von Ei- und Spermakern für unsere Einsicht in die Schicksale des väterlichen und mütterlichen Chromatins zukommt, ist seit E. van Beneden's Entdeckung genügend gewürdigt worden. Daneben besitzt aber jenes Verhalten eine nicht minder große Wichtigkeit für unsere Auffassung vom Wesen des Kerns. Wenn es ganz gleichgültig ist, ob das Kernmaterial einer Zelle in einem Kern vereinigt ist, oder verteilt auf zwei oder mehrere Vakuolen, so folgt daraus, daß der gewöhnliche einfache „Kern" weder morphologisch noch physiologisch eine Einheit ist, sondern sozusagen nur ein gemeinsames Haus für eine Anzahl gleichwertiger, voneinander unabhängiger Bestandteile, die ihre Funktionen ebenso gut getrennt auszuüben vermögen. Diese selbständigen Teile sind die Chromosomen. Jeder solche Körper ist für sich allein imstande, einen Kern zu erzeugen, und nur ein solcher aus einem einzigen

1) Ich verweise in dieser Hinsicht auf Heft II dieser Studien, wo (pag. 57) derartige Fälle beschrieben und durch Fig. 45—47 (Tafel III) illustriert sind.

Chromosoma entstandener Kern ist eine (relative) Einheit. Derselbe besitzt alle Kernqualitäten ganz ebenso wie ein aus 2, 10 oder 200 Chromosomen entstandener Kern; und es ist sehr wahrscheinlich, daß ein solcher Kern mit nur einem Chromosoma — derselbe findet sich normaler Weise im unreifen Ei von Ascaris meg. (Typus van Beneden)[1] — vollkommen zum Bestand einer jeden Zelle genügen würde, indem die Vielheit der Chromosomen nur durch deren individuelle Verschiedenheiten von Bedeutung zu sein scheint.

Des weiteren spricht die in Rede stehende Mehrkernigkeit meines Erachtens sehr energisch gegen die Anschauung, daß die Kerne für die Individualisierung des Protoplasmas zu einzelnen Zellen von centraler Bedeutung seien. Wäre der Kern oder ein Bestandteil desselben ein Centrum, welches einen bestimmten Bereich des Protoplasmas beansprucht, so müßte beim Vorhandensein mehrerer Kerne jeder einen solchen Anspruch erheben, und das Protoplasma müßte in eine entsprechende Anzahl von Territorien zerlegt werden, was nicht der Fall ist. Oder wenn man annehmen wollte, daß erst durch eine neue Teilung des Kerns die beiden Tochterkerne auf einige Zeit solche Herrscherkräfte erlangen, so müßte sich in einer solchen Zelle jeder Kern für sich teilen, und dann müßte die Abgrenzung erfolgen. Auch dies ist nicht der Fall. Vielmehr treten, ob die Zelle einen, zwei oder mehr Kerne besitzt, ganz unabhängig von diesen, zwei Pole auf, die sich nun die kontrahierten Chromosomen, so viele deren vorhanden sind und auf wie viele Lokalitäten dieselben auch zerstreut sein mögen, überallher zusammenholen, um dieselben auf 2 Gruppen zu verteilen.

Man könnte vielleicht noch den Einwand erheben, es handle sich eben in diesen Fällen von Mehrkernigkeit und speziell in der zweikernigen ersten Embryonalzelle nicht um vollkommene, ganze Kerne, sondern nur um „Halbkerne" etc., die erst in ihrer Gesamtheit alle Qualitäten des sonst vorhandenen einheitlichen Kerns repräsentieren und die sich aus diesem Grunde nicht jeder für sich teilen, sondern zusammen eine karyokinetische Figur erzeugen, wie sie einem gewöhnlichen einheitlichen Kern entspricht. Allein auch dieser Einwand ist nicht stichhaltig. Denn wir wissen von der Polyspermie (32, 13), von der Befruchtung kernloser Eifragmente (32, 16) und von den Erscheinungen, die ich unter der

---

1) Vergl. Zellenstudien, Heft I u. II.

Bezeichnung „partielle Befruchtung“ beschrieben habe, daß sich ein solcher „Halbkern“ auch allein ganz regulär zu teilen vermag, wenn ihm nur ein Teilungscentrum (Centrosoma) beigegeben ist. Dieses die Teilung beherrschende Organ kann, wie hieraus hervorgeht, nicht als Bestandteil des Kerns aufgefaßt werden.

10) Nachdem sich zuerst für diejenigen Eier, in denen die beiden Geschlechtskerne selbständig bleiben, der Nachweis hat führen lassen, daß die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein väterlicher, zum anderen rein mütterlicher Abkunft sind, konnte neuerdings auch für einige Eier, in welchen die Kerne verschmelzen, ein Gleiches mit Sicherheit festgestellt werden. Es sind dies solche Fälle, in denen das väterliche Chromatin in Gestalt einer kompakten Kugel in das Eikernbläschen aufgenommen wird (Tiara) und wo dann das mütterliche Kerngerüst sich bereits zu isolierten Schleifen kontrahiert, noch ehe sich die väterliche Kernsubstanz aus ihrer Zusammenballung gelöst hat.

11) Dürfen wir demnach in den Variationen, welche uns die beiden Geschlechtskerne in ihren Beziehungen zu einander darbieten, lediglich verschiedene Erscheinungsformen eines prinzipiell überall gleichen gegenseitigen Verhaltens der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz erkennen, so weisen die Kernverhältnisse dagegen in anderer Hinsicht thatsächliche und wesentliche Unterschiede auf. Es giebt Fälle, in denen die für die erste Furchungsspindel bestimmten väterlichen Chromosomen, wie z. B. bei Tiara, direkt aus dem homogenen Chromatinkörper des Spermatozoon hervorgehen, und andere, wo sich aus den Elementen des Spermakopfes zunächst ein ruhender Kern entwickelt, der dann erst die Chromosomen so entläßt, wie sie für die erste Furchungsspindel beschaffen sein müssen (Ascaris meg., Pterotrachea etc.). Im ersteren Fall besitzen die aus dem Spermakopf hervorgehenden väterlichen Chromosomen sogleich den nämlichen Entwickelungszustand, wie die von dem Eikern gelieferten mütterlichen, im letzteren Fall entsprechen dieselben den im Ei verbleibenden Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel und müssen noch, diesen ganz parallel, unter Einschaltung eines Ruhestadiums eine schon äußerlich sehr auffallende Veränderung erfahren, ehe sie in die erste Furchungsspindel aufgenommen werden. Besonders klar konnte das letztere Verhalten bei Ascaris meg. (vergl. die Arbeiten von E. van Beneden, Carnoy, Zacharias und mir) und bei Pterotrachea (siehe oben) verfolgt werden, wo

der homogene Chromatinkörper des Spermatozoon vor der Umbildung zum Gerüst in eine Anzahl von Stäbchen oder Schleifen zerfällt, die mit den Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel in Größe, Form und Färbbarkeit übereinstimmen.

Es ist also sicher, daß das väterliche Chromatin, wie dasselbe ins Ei eingeführt wird, nicht überall auf gleicher Entwickelungsstufe steht, und diese Thatsache fordert zu einigen weiteren Betrachtungen auf. Zunächst ist zu erwähnen, daß die gedachten Unterschiede mit den bekannten Variationen zusammenfallen, welche hinsichtlich des Zustandes, in welchem das Ei befruchtet wird, bei verschiedenen Organismen bestehen. Spermatozoën mit gewissermaßen unreifen chromatischen Elementen finden wir in jenen Fällen, wo die Befruchtung v o r der Bildung der Richtungskörper erfolgt, wo also der Spermakern längere Zeit warten muß, ehe seine Beteiligung an den Entwickelungsprozessen beginnt; die andere Art von Spermatozoën ist dort vertreten, wo im Moment der Befruchtung schon ein ruhender Eikern vorhanden ist. Allein hier fragt es sich nun: Wie ist es in jenen Fällen, wo die Kopulation der Sexualzellen v o r u n d n a c h der Richtungskörperbildung erfolgen kann, wie ist es z. B. bei Echinus, wo die Spermaelemente nach den vorliegenden Angaben gewöhnlich in ein Gerüst übergehen, während in den von mir beobachteten Eiern aus dem homogenen Chromatinkörper sogleich die für die erste Furchungsspindel bestimmten Schleifen hervorgehen? Hier haben wir es ja sicherlich mit Spermatozoën zu thun, deren Elemente nicht nötig haben, im Ei noch ein Gerüststadium durchzumachen, und wenn sie dies doch unter Umständen thun, so müssen wir eben annehmen, daß diese Metamorphose — im Gegensatz zu dem durch Ascaris megalocephala repräsentierten Verhalten — keine Veränderung an ihnen hervorbringt.

Schließlich wäre noch in Erwägung zu ziehen, ob den in Rede stehenden Unterschieden Verschiedenheiten bei der Spermatogenese entsprechen könnten. In der That lassen sich in dem Verhalten der chromatischen Substanz der Spermatiden Variationen erkennen, welche sich vielleicht auf das verschiedene Verhalten des väterlichen Chromatins im Ei beziehen ließen. Während nämlich in den einen Fällen die Chromosomen, welche die Spermatiden bei ihrer Entstehung aus den Spermamutterzellen erhalten, zunächst in das Gerüst eines ruhenden Kernes übergehen, ballen sich dieselben in anderen Fällen, so nach den schönen Untersuchungen von E. van Beneden und Julin (5) bei Ascaris megalocephala,

direkt zu dem scheinbar homogenen Chromatinkörper des Spermatozoon zusammen, so daß man zu der Vermutung gelangen könnte, es müsse das in den letzteren Fällen ausgefallene Ruhestadium der Spermatiden nach der Überführung des Spermatozoon in das Eiprotoplasma hier nachgeholt werden. Allein unsere Übersicht über die hier in Betracht kommenden Verhältnisse ist noch viel zu gering, als daß wir zu einem solchen Schluß jetzt schon berechtigt wären.

12) Die vom Spermakern zur ersten Furchungsspindel gelieferten väterlichen Chromosomen stimmen in Zahl, Größe, Form und sichtbarer Struktur mit den aus dem Eikern stammenden mütterlichen Elementen überein.

Die Übereinstimmung in der Zahl der väterlichen und mütterlichen Chromosomen konnte bis jetzt in 11 Fällen mit Sicherheit festgestellt werden, und zwar bei einem Coelenteraten (Tiara), einem Echinodermen (Echinus), sechs Würmern (5 Nematoden und Sagitta) und drei Mollusken (Pterotrachea, Carinaria und Phillirhoë). In einigen weiteren Fällen, in denen eine Zählung nicht auszuführen war, ergab die Schätzung wenigstens annähernde Zahlenübereinstimmung, und es darf betont werden, daß wir keinen einzigen Fall kennen, für den ein verschieden großer Anteil der beiden Eltern an der chromatischen Kernsubstanz des Kindes mit nur einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden dürfte.

13) Die chromatischen Elemente der ersten Furchungsspindel und die der Richtungsspindeln stehen in einem nicht näher zu erklärenden Formenverhältnis zu einander, derart, daß die ersteren im Verhältnis zum Querschnitt meist über doppelt so lang sind als die letzteren. Wo wir in der Furchungsspindel „Schleifen" finden, zeigen die Richtungsspindeln häufig nur Stäbchen oder Körner.

III. Allgemeine Zahlenverhältnisse der Chromosomen.

14) Nachdem ich schon im vorstehenden einige auf die Zahl der Chromosomen bezügliche Gesetze erwähnt habe, will ich hier alles, was über diesen wichtigen Punkt aus dem Studium der Eireifung und Befruchtung gewonnen werden konnte, im Zusammenhang aufführen:

a) Für jede Spezies ist die Zahl der Chromosomen konstant, d. h. in den karyokinetischen Figuren homologer Zellen finden sich stets die gleichen Zahlen.

b) Dagegen bestehen zwischen den homologen Zellen verschiedener, selbst oft sehr nahe verwandter Organismen in der **Zahl** ihrer chromatischen Elemente die bedeutendsten Differenzen. Die bei der Eireifung und Befruchtung bis jetzt konstatierten Zahlen sind:

	in den Richtungsspindeln	in der Furchungsspindel
bei Ascaris megalocephala (Typ. VAN BENEDEN) . .	1	2
„ „ „ (Typ. CARNOY) . . .	2	4
„ Coronilla (sp.?)	4	8
„ Spiroptera strumosa und Ophiostomum mucron.	6	12
„ Filaroides mustelarum	8	16
„ Echinus microtub. und Sagitta bipunctata .	9	18
„ Tiara (sp.?)	14	28
„ Pterotrachea, Carinaria und Phyllirhoë . .	16	32

Es ist sicher, daß in anderen Fällen, z. B. bei Petromyzon Planeri, noch viel höhere Zahlen vorkommen.

c) Die Chromosomenzahl in der ersten Richtungsspindel ist **gleich** derjenigen in der zweiten Spindel.

d) Die Zahl der aus dem Eikern hervorgehenden Chromosomen ist gleich der Zahl der bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers dem Ei zugeteilten Elemente.

e) Ei- und Spermakern liefern für die erste Furchungsspindel die gleiche Zahl von Chromosomen.

f) Die erste Furchungsspindel enthält also doppelt so viele Chromosomen als jede Richtungsspindel und stets eine g e r a d e Zahl, während in den Richtungsspindeln auch ungerade Zahlen vorkommen können.

g) Die Geschlechtszellen (Eier oder Spermatozoën) eines Organismus enthalten halb so viele Chromosomen als die erste Embryonalzelle, aus welcher dieser Organismus entstanden ist.

15) Wenn in dem sub 14a aufgeführten Satz die Konstanz der Chromosomen für die einzelnen Spezies betont wurde, so darf doch nicht unerwähnt bleiben, daß auch Ausnahmen vorkommen. Allein diese Ausnahmen sind da, wo sie bis zu ihrem ersten Auftreten zurück verfolgt werden konnten, nicht als willkürliche Abweichungen erschienen, in der Weise, daß das bestimmte, durch eine gewisse Zahl von Chromosomen typisch repräsentierte Kernmaterial auf einmal eine größere oder geringere Zahl von Elementen geliefert hätte, sondern es ließ sich nachweisen, daß dieselben stets durch irgend eine Irregularität in den karyokinetischen

Prozessen bedingt sind. So konnten bei Ascaris megalocephala (Typ. CARNOY)[1]) Furchungsspindeln mit 5 und 6, anstatt 4 Chromosomen konstatiert, zugleich aber der Nachweis geführt werden, daß diese überzähligen Elemente solche sind, welche in den Richtungskörpern fehlen. In ähnlicher Weise dürften, wie ich oben schon auseinandergesetzt habe, wohl auch die bei Echinus microtuberculatus konstatierten abnormen Zahlen zu erklären sein.

Aus diesen Irregularitäten geht vor allem hervor, daß eine bestimmte Zahl von Chromosomen nicht einmal für eine und dieselbe Spezies von Bedeutung ist.

Weiterhin sind dieselben dadurch von besonderer Wichtigkeit, daß sie einen Weg anzeigen, auf welchem sich die bei irgend einem Organismus gegebenen Zahlen verändern können, daß sie uns also eine Möglichkeit vor Augen stellen, wie die selbst bei sehr nahestehenden Tieren vorhandenen Zahlenverschiedenheiten entstanden sein können. Es wäre vorderhand zwecklos, solche Möglichkeiten näher auszuführen; doch scheint es mir in dieser Hinsicht aller Beachtung wert, daß unter den 8 verschiedenen Zahlen, die wir bis jetzt als bei der Befruchtung vorkommend kennen, 5 sind, welche eine sehr einfache Reihe darstellen, nämlich 1—2, 2—4, 4—8, 8—16, 16—32, eine Reihe, in der jedes Zahlenverhältnis aus dem nächst niedrigeren, durch einen sehr einfachen und thatsächlich vorkommenden Prozeß, nämlich eine sich plötzlich irgendwo einschaltende Teilung der Chromosomen ohne Zellteilung — wie in den Spermatocyten von Salamandra (FLEMMING, 24) — entstehen könnte.

Auch mag noch darauf hingewiesen werden, daß, wenn bei einer Spezies einmal sehr viele und verschiedenartige Irregularitäten vorkämen, diese sich wohl auf lange hinaus unter immer neuen Kombinationen erhalten müßten, so daß unter Umständen Fälle mit außerordentlich großer Variabilität der Chromosomenzahl zur Beobachtung kommen könnten, ohne daß selbst diese das Grundgesetz der Konstanz umzustoßen vermöchten, welches lautet: Es gehen aus jedem Kerngerüst so viele Chromosomen hervor, als in die Bildung desselben eingegangen sind. (Vergl. Zellen-Studien, Heft II, pag. 173.)

16) In dem sub 14g aufgeführten Satz ist ausgesprochen, daß in den Eiern und Spermatozoën nur halb so viele Chromosomen vorhanden sind als in der ersten Embryonalzelle, aus der sich

1) Vergl. Zellen-Studien, Heft II, pag. 171 ff.

dieselben ableiten. Es kommt also in der Generationenreihe der Keimzellen irgendwo zu einer Reduktion der ursprünglich vorhandenen Chromosomenzahl auf die Hälfte, und diese Zahlenreduktion ist demnach nicht etwa nur ein theoretisches Postulat, sondern eine Thatsache.

Wann die reduzierte Chromosomenzahl zuerst auftritt und wie die Reduktion zustande kommt, dafür besitzen wir noch sehr wenige Anhaltspunkte. Betrachten wir zunächst die Eibildung, so können wir nur den einen Satz als sicher und allgemein gültig aufstellen, daß die Reduktion spätestens im Keimbläschen erfolgen muß. Denn bei der Bildung der ersten Richtungsspindel kommen die Chromosomen bereits in der reduzierten Zahl zum Vorschein. Falls also WEISMANN (43) seine theoretisch postulierte Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen mit dieser thatsächlichen Reduktion der Zahl der Chromosomen identifizieren will — was nicht notwendig ist — so muß er die Annahme, daß dieselbe durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers vermittelt werde, aufgeben[1]).

Dem sicheren Satz, daß die Zahlenreduktion nicht später als im Keimbläschen stattfindet, vermag ich nun, wenigstens für Ascaris megalocephala noch den weiteren anzureihen, daß die Reduktion auch nicht früher zu erfolgen scheint, und also wohl in dem sog. unreifen Ei, der Großmutterzelle des reifen, befruchtungsfähigen Eies zustande kommt. Ich schließe dies daraus, daß ich in den Eiröhren des Pferdespulwurms (Typ. CARNOY) bei den Teilungen der Keimzellen von der ersten bis zur letzten Generation stets 4 Schleifen gefunden habe, also die noch nicht reduzierte Zahl. Das Keimbläschen entsteht demnach aus 4 Chromosomen, und da dasselbe bei seiner Auflösung nur noch 2 besitzt, so muß während der Dauer seines Bestehens die Reduktion vor sich gegangen sein.

Obgleich ich wegen Mangels an gut konserviertem Material die Schicksale der chromatischen Substanz im Keimbläschen nicht

---

1) Wie PLATNER (38, pag. 140) dazu kommt, zu behaupten, daß durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl zustande komme, ist mir nicht verständlich. Noch viel weniger aber verstehe ich, wie er mich selbst als Gewährsmann für diese Behauptung anführen kann, nachdem ich doch gerade das Gegenteil als ein Hauptergebnis meiner Untersuchungen über Eireifung betrachte und dies mehrfach und, wie mir scheint, deutlich genug zum Ausdruck gebracht habe.

genauer verfolgt habe, ist mir doch eine Eigentümlichkeit aufgefallen, welche sich vielleicht auf die Reduktion beziehen ließe. Ich habe nämlich sehr häufig in solchen Keimbläschen, welche bereits die beiden vierteiligen, für die erste Richtungsspindel bestimmten Chromosomen erkennen ließen, neben diesen noch zwei viel kleinere, kugelige, ganz ebenso intensiv färbbare Körperchen gefunden, welche später auf eine mir noch unbekannte Weise verschwinden [1]).

Man könnte diese beiden Gebilde als degenerierte Chromosomen ansehen, und die Reduktion käme, falls diese Deutung richtig wäre, dadurch zustande, daß die Hälfte der Chromosomen durch Atrophie zu Grunde geht.

Ich betone, daß es sich hierbei vorderhand lediglich um eine Vermutung handelt, die ich hauptsächlich deshalb an dieser Stelle schon ausspreche, weil sie vielleicht dem einen oder anderen Forscher bei der Untersuchung eines günstigen Objektes als Fingerzeig dienen könnte. Es ist ja bereits von den Keimbläschen vieler Eier berichtet worden, daß ein Teil ihrer chromatischen Substanz nicht in die erste Richtungsspindel aufgenommen wird, sondern im Protoplasma sich auflöst; hier scheint also ein Vorgang von weitester Verbreitung vorzuliegen, den von einem bestimmten Gesichtspunkt aus auf seine Bedeutung zu untersuchen sich wohl verlohnen dürfte.

Was die Verminderung der Chromosomenzahl in den männlichen Geschlechtszellen anbelangt, so besitzen wir hierüber bereits zwei ganz bestimmte Angaben.

Die eine derselben stammt von van Beneden und Julin (5). Wie van Beneden in der Bildung der Richtungskörper einen Vorgang erkennen zu müssen glaubte, welcher den Zweck hat, aus dem Ei die männliche Kernsubstanz zu entfernen, so suchte er, gemeinsam mit Julin, auch für die männlichen Geschlechtszellen einen ähnlichen Prozeß nachzuweisen, mit dem Zweck, die weiblichen Elemente zu beseitigen. Die gemeinsamen Untersuchungen der genannten Autoren über die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala führten denn auch zu dem Resultat, daß in den männlichen Keimzellen, bei deren frühesten Teilungen 4 Chromosomen nachweisbar sind, successive 2 von diesen Schleifen als „corpuscules résiduels" ausgestoßen werden, so daß schließlich nur 2 noch übrig

---

1) Herr Prof. M. Nussbaum in Bonn hat, wie er mir auf der Heidelberger Naturforscher-Versammlung mitteilte, diese Körperchen gleichfalls gesehen.

bleiben — ein Vorgang, der demnach vollkommen auf die hier besprochene Zahlenreduktion passen würde.

Ich glaube jedoch auf Grund eigener Untersuchung der Spermatogenese von Ascaris megalocephala behaupten zu dürfen, daß die beiden belgischen Autoren sich in der Deutung ihrer Beobachtungen geirrt haben. Ich kann sowohl das Vorhandensein der corpuscules résiduels (dieselben finden sich übrigens auch in den Eiröhren) als auch das Vorkommen von zweierlei Teilungsfiguren: der einen mit 4, der anderen mit 2 Chromosomen bestätigen. Allein dafür, daß die corpuscules résiduels aus den karyokinetischen Figuren ausgestoßene Chromosomen wären, konnte ich niemals den geringsten Anhaltspunkt finden; und, was wichtiger ist, die durch verschiedene Chromosomenzahl unterschiedenen Teilungsfiguren kommen nicht in ein und derselben Hodenröhre vor, sondern entsprechen den beiden durch ihre Elementzahl charakterisierten Pferdespulwurm-Varietäten, die ich als Typus Carnoy und Typus van Beneden unterschieden habe. In den Hodenröhren des Typus Carnoy finde ich nur Teilungsfiguren mit vier Chromosomen, in denen des Typus van Beneden nur solche mit zweien. Die Spermatogonien, aus deren jeder durch zweimalige Teilung schließlich 4 Spermatozoen hervorgehen, erhaltem demnach bei ihrer Bildung die noch nicht reduzierte Zahl von Chromosomen zugeteilt, und erst wenn sie selbst sich teilen, finden wir die Reduktion vollzogen: es zeigen sich beim Typus Carnoy (auf welchen sich die Beschreibung dieser Vorgänge bei van Beneden und Julin bezieht) zwei Elemente, beim Typus van Beneden ein einziges. Ich muß also für die Spermatogenese des Pferdespulwurms annehmen, daß die Reduktion in den Großmutterzellen der Spermatozoën vor sich geht, wie im weiblichen Geschlecht in den Großmutterzellen der Eier, und dies ist um so wahrscheinlicher, als sich bei den Spulwürmern Ei- und Spermabildung bis ins kleinste Detail entsprechen.

Außer van Beneden und Julin hat ganz neuerdings Platner (38) Angaben über eine Chromosomenreduktion bei der Spermatogenese gemacht, und zwar für Mollusken und Lepidopteren. Er sagt (pag. 139): „Bei der letzten Teilung der Spermatocyten findet eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl statt. Diese wird dadurch bewirkt, daß das Ruhestadium nach der vorhergehenden Teilung übersprungen wird." — Da nun aber beim Ausfallen des Ruhestadiums zwischen zwei Teilungen gerade umgekehrt die Zahl der Chromosomen in beiden die gleiche sein muß,

— wie bei der Richtungskörperbildung — so bleibt der Sinn des Platner'schen Ausspruches einstweilen dunkel.

IV. Die chromatische Substanz bei der Parthenogenese und die Bedeutung der Richtungskörper.

17) Im engsten Zusammenhang mit den erörterten Zahlenverhältnissen steht die Frage nach dem Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Parthenogenese. Mit dem Ausfallen der Befruchtung bleiben dem Ei, abgesehen von anderen Dingen, eine bestimmte Anzahl von Chromosomen vorenthalten, welche sonst das Spermatozoon liefert und durch welche die Zahl der im Ei vorhandenen Elemente verdoppelt wird. Wenn wir nun auch — nach unseren experimentellen Erfahrungen über die Befruchtung — weder annehmen dürfen, daß die vom Spermatozoon gelieferten Chromosomen ihrer Qualität nach für die Entwickelung unerläßlich seien, noch, daß die durch die Befruchtung hergestellte bestimmte Menge von chromatischer Substanz zu einer regulären Entwickelung notwendig sei, so dürfen wir doch behaupten, daß, wenn die Chromosomenverdoppelung, bei sonst völlig gleichem Fortgang aller Vorgänge, im Laufe mehrerer Generationen unterbliebe, die chromatische Substanz dadurch immer mehr, bis schließlich auf ein Chromosoma, vermindert werden müßte. Denn wie die an den Eiern der verschiedensten Tiere gewonnenen Resultate lehren, besitzt das reife Ei stets nur die Hälfte ebensolcher Chromosomen als die erste Embryonalzelle, von der es abstammt. Wird also bei der parthenogenetischen Entwickelung eines Individuums das reife Ei direkt zur ersten Embryonalzelle, ohne daß für die mangelnden väterlichen Chromosomen hier oder später ein Ersatz eintritt, so muß in den Geschlechtszellen dieses Individuums die Chromosomenzahl bereits auf die Hälfte der normalen Zahl sinken und sie wird bei fortgesetzter Parthenogenese von einer Generation auf die nächste immer wieder um die Hälfte abnehmen müssen.

Um dies zu verhindern, d. h. also jenen Stand zu erhalten, der bei der geschlechtlichen Fortpflanzung durch den Spermakern für jede Generation wiederhergestellt wird, sind verschiedene Modi denkbar und allem Anschein nach auch verwirklicht. Einer derselben hängt offenbar mit dem von Blochmann (6) und Weismann und Ischikawa (44, 45) für mehrere Fälle parthenogenetischer Entwickelung nachgewiesenen Fehlen des zweiten

Richtungskörpers zusammen, und es fragt sich also, wie dadurch, daß der zweite Richtungskörper nicht gebildet wird, die Spermachromosomen ersetzt werden können.

Darauf ist nun zu antworten, daß ein — abgesehen von den Qualitäten — vollkommener Ersatz für die väterlichen Chromosomen dadurch erreicht werden könnte, daß der zweite Richtungskörper zwar sich bilden, aber wieder mit dem Ei verschmelzen würde. Denn 1) besitzt der zweite Richtungskörper genau ebenso viele Chromosomen wie das Ei und also auch wie das Spermatozoon, und 2) sind dieselben denen des reifen Eies und des Spermatozoon völlig gleichwertig, wie sich daraus ergiebt, daß sie, falls sie abnormerweise im Ei zurückgehalten werden, sich ganz ebenso an der Entwickelung beteiligen wie die normalen Ei- und Spermaelemente (vergl. Zellen-Studien, Heft I und II).

Es ist nun klar, daß derjenige Kernbestand, der durch eine Wiederverschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt würde, in einfacherer Weise dadurch erreicht werden kann, daß die für den zweiten Richtungskörper bestimmten Chromosomen gar nicht ausgestoßen werden. Es genügt, wenn dadurch, daß die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers im Ei verbleibenden Chromosomen sich in der gewöhnlichen Weise in je zwei Hälften spalten, einerseits die typischen Kernelemente des reifen Eies, andererseits diejenigen des zweiten Richtungskörpers geschaffen werden; — weiter braucht der Teilungsakt nicht zu gehen, vielmehr können die beiderlei Elemente sofort zur Bildung eines einheitlichen ersten Furchungskerns zusammentreten.

Schon vor zwei Jahren — im I. Heft dieser Studien, pag. 74 — habe ich die Entdeckung von Blochmann und Weismann in dieser Weise gedeutet[1]); ich füge heute hinzu, daß mir, nachdem sich die Bildung der Richtungskörper bei den verschiedensten Tieren als typische Karyokinese herausgestellt hat, eine andere Deutung gänzlich ausgeschlossen erscheint. Auch will ich noch

1) Der an der angeführten Stelle ausgesprochene Satz: „Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper" ist noch unter dem Einfluß der Lehre geschrieben, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung von Ei- und Spermakern begründet sei, und deckt sich also nicht mehr mit den Vorstellungen, welche ich seither über die Bedingungen der Befruchtung geäußert habe.

hervorheben, wie sich die vorgetragene Auffassung an manches andere sehr befriedigend anschließt.

Zuerst mag die morphologische Erklärung der Richtungskörperbildung zu Wort kommen. Nachdem zuerst MARK (35)[1]) den zweiten Richtungskörper und die Teilstücke des ersten als Abortiveier angesprochen hat, ist später BÜTSCHLI (18) unabhängig davon, auf Grund phylogenetischer Erwägungen, zu dem gleichen Ergebnis gelangt, und ich selbst (11) glaube dann diese Lehre, der auch O. HERTWIG (31) und DAVIDOFF (21) die größte Wahrscheinlichkeit zuerkennen, weiter ausgebaut und begründet zu haben. Durch die Aufstellung des WEISMANN'schen „Zahlengesetzes der Richtungskörper" schien dieser Auffassung ein empfindlicher Stoß versetzt zu sein; denn fast unwillkürlich mußte die Thatsache, daß der von befruchteten Eiern ausgestoßene zweite Richtungskörper bei parthenogenetischen fehlt, zu der Vorstellung hindrängen, der zweite Richtungskörper enthalte in irgend einer Weise Bestandteile, welche ausgestoßen werden, um dem Spermatozoon Platz zu machen: seien diese Auswürflinge nun, wie WEISMANN annimmt, Ahnenplasmen, um diese nicht ins Unendliche zu vermehren, seien sie, wofür sie E. VAN BENEDEN (4) auch neuerdings noch in Anspruch genommen hat, männliche Elemente, welche durch das Spermatozoon ersetzt werden.

Solche Bedenken gegen die morphologische Hypothese sind jedoch der von mir gegebenen Deutung des Vorganges gegenüber hinfällig. Denn nach dieser Auffassung fehlt ja die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führende Teilung nicht eigentlich[2]), sondern sie ist nur so weit rückgebildet, daß dadurch direkt ein Zustand erreicht wird, wie er durch eine Wiedervereinigung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt werden müßte. Der Vorgang läßt sich also, von dem in

1) Als ich meinen Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper" schrieb, war mir die — meines Wissens nirgends erwähnte — MARK'sche Hypothese noch nicht bekannt.

2) Ich verweise hier auf die im I. Heft (pag. 70 ff.) zusammengestellten Beobachtungen über Rückbildung der Zellteilung, aus denen hervorgeht, daß zwischen solchen Fällen, wo zwei aus einer gemeinsamen Mutterzelle entstandene Zellen wieder verschmelzen, und solchen, wo sich die einzelnen Chromosomen ohne Zusammenhang mit einer Kern- und Zellteilung halbieren, Übergänge bestehen, auf Grund deren wir das letztere Verhalten als eine auf Vereinfachung abzielende Rückbildung des ersteren aufzufassen haben.

Rede stehenden morphologischen Standpunkt aus betrachtet, ganz ungezwungen so deuten, daß das mit dem Namen „zweiter Richtungskörper" bezeichnete abortive Ei, welches als phylogenetische Reminiscenz jeder Ovogenese anhaftet, im Falle parthenogenetischer Entwickelung eine Verwendung findet, zu welcher es eben durch seine Kernqualitäten zufällig befähigt ist. Ich sage „zufällig" in dem Sinne, als es mir ein Zufall zu sein scheint, daß sich für ein an sich ganz bedeutungsloses rudimentäres Gebilde eine Gelegenheit ergiebt, wieder eine Funktion zu übernehmen; dagegen ist es nicht zufällig, sondern nach der morphologischen Hypothese sogar notwendig, daß die Kernsubstanz des zweiten Richtungskörpers die Fähigkeit besitzt, die fehlenden Spermachromosomen zu ersetzen; denn sie ist ja Kernsubstanz eines verkümmerten „reifen" Eies, von der gleichen Qualität also wie die des funktionierenden Eies und demnach auch gleichwertig derjenigen des Spermatozoon. So kann das Fehlen des zweiten Richtungskörpers in gewissen Fällen parthenogenetischer Entwickelung geradezu als Stütze für die morphologische Deutung der Richtungskörperbildung angesehen werden.

Ein weiterer Punkt, auf den ich aufmerksam machen möchte, ist folgender. Da der Vorgang, durch welchen der zweite Richtungskörper gebildet wird, eine ganz gewöhnliche Zellteilung ist, so ist das Ei vor der Ausstoßung dieses Körpers die Mutterzelle des sog. reifen Eies. Nach WEISMANN's Vorstellung begänne die Embryonalentwickelung im Falle der Parthenogenese direkt an dieser Eimutterzelle, oder mit anderen Worten: es wäre bei parthenogenetischer Entwickelung eine andere Zellgeneration „Ei" als beim Eintreten der Befruchtung. Auch diese meines Erachtens bedenkliche Konsequenz wird durch die von mir gegebene Deutung vermieden.

Endlich erwähne ich, wie es vollkommen der Auffassung der Parthenogenese als einer erst sekundär, durch Ausfallen der Befruchtung entstandenen Einrichtung entspricht, wenn sich bei derselben eine Erscheinung findet, die als Rückbildung eines bei der sexuellen Fortpflanzung bestehenden Vorganges gedeutet werden muß.

Die Richtigkeit der vorgetragenen Anschauung wäre nun durch genaue Analyse der chromatischen Substanz bei der Reifung eines parthenogenetischen Eies, welches nur einen Richtungskörper bildet, zu prüfen. Denn auch bei weitestmöglicher Rückbildung des von mir angenommenen Vorganges muß doch wenigstens noch

eine Halbierung der von der ersten Richtungsspindel her im Ei verbleibenden Chromosomen nachweisbar sein [1]). Ich habe versucht, durch Untersuchung parthenogenetischer Daphnideneier hierüber ins klare zu kommen. Allein die Bedingungen sind hier so ungünstig, daß ich bis jetzt nichts habe ermitteln können. Ich muß mich deshalb einstweilen damit begnügen, eine andere, ganz zufällige und sehr fragmentarische Beobachtung anzuführen, welche mit unserer Frage in Zusammenhang zu stehen scheint.

Bei meinem Aufenthalt in Neapel während des Winters 1888 fand ich Ende Februar im Auftrieb eine Eierschnur von Pterotrachea mit etwa 20 Eiern, die ich abtötete, als die Betrachtung derselben im lebenden Zustand die Ausbildung von Ei- und Spermakern vermuten ließ. In der That waren in den ältesten Eiern zwei ruhende Kerne vorhanden, welche unbedenklich als Ei- und Spermakern angesprochen worden wären, wenn sich nicht folgende Besonderheiten gezeigt hätten: 1) die fraglichen Eier hatten nur einen einzigen Richtungskörper gebildet; 2) zwischen den beiden Kernen fand sich eine an „Verbindungsfasern" erinnernde Streifung und neben jedem Kern an der dem anderen abgewandten Seite eine verschwommene Strahlung. Durch Vergleichung mit den jüngeren Eiern ließ sich nun, diesem Befunde entsprechend, außer Zweifel stellen, daß die beiden Kerne aus einer karyokinetischen Teilung ihre Entstehung genommen hatten, indem diese jüngeren Eier an Stelle der Kerne eine karyokinetische Figur mit zwei Tochterplatten enthielten. Auch diese Eier hatten nur e i n e n Richtungskörper gebildet. Die Teilungsfigur im Ei zeigte zu demselben stets in der Weise Beziehungen, daß sie ausnahmslos in der Nähe desselben ihre Lage hatte und daß bei radialer Stellung ihrer Achse diese mit dem Richtungskörper in eine Gerade fiel. Die Zahl der Chromosomen in jeder Tochterplatte konnte annähernd auf 16 bestimmt werden. Es kann nach diesen Thatsachen keinem Zweifel unterliegen, daß diese karyokinetische Figur nichts anderes ist als die z w e i t e R i c h t u n g s s p i n d e l, die aber, wie die weiter entwickelten Eier lehren, nicht zu einer Zell-

---

1) Ich will nicht unterlassen zu bemerken, daß der gleiche Effekt, wie durch die besprochene Rückbildung der z w e i t e n Teilung, ebenso gut und ohne Änderung der gezogenen Folgerungen durch eine Rückbildung der e r s t e n erreicht werden kann, was ich nicht näher auszuführen brauche. In diesem Fall müßte sich eine Verdoppelung der Chromosomen v o r der Ausbildung der einzigen Richtungsspindel feststellen lassen.

teilung: zur Bildung eines zweiten Richtungskörpers führt, sondern deren beide Tochterplatten im Ei verbleiben und sich zu ruhenden Kernen umbilden, einem normalen Eikern und einem zweiten, abnormen Eikern (Kern des zweiten Richtungskörpers). Diese Abnormität wird nun dadurch bedeutungsvoll, daß in allen Eiern der Kette ein Spermakern, dessen Anwesenheit einer sorgfältigen Untersuchung nicht entgehen kann, fehlte. Es ist deshalb sehr naheliegend, beide Erscheinungen miteinander in Verbindung zu bringen und zu schließen: das Fehlen des Spermatozoon veranlaßt das Ei, die Bildung des zweiten Richtungskörpers auf die Teilung des Kerns zu beschränken, die Zellteilung aber zu unterdrücken, so daß der Kern des zweiten Richtungskörpers im Ei verbleibt. Eine derartige Reaktion des Eies auf den Mangel des Spermatozoon müßte aber wohl einen Zweck haben, und dieser könnte kein anderer sein als der, eine parthenogenetische Entwickelung einzuleiten. — Etwas weiteres läßt sich vorderhand nicht sagen, und ich hebe also nur hervor, daß die besprochenen Eier genau das Verhalten repräsentieren, welches man, meiner Meinung nach, für die parthenogenetischen Eier mit nur einem Richtungskörper erwarten muß.

Obgleich nun ohne Zweifel die Zurückhaltung des zweiten Richtungskörpers in dem zu parthenogenetischer Entwickelung bestimmten Ei der einfachste Weg ist, um die väterlichen Chromosomen zu ersetzen, so ist er doch nicht der einzige. Wie Blochmann (7, 8) für die fakultativ parthenogenetischen Eier der Honigbiene und Platner (37) für diejenigen von Liparis dispar nachgewiesen haben, werden hier im Falle parthenogenetischer Entwickelung genau ebenso wie bei eintretender Befruchtung zwei primäre Richtungskörper gebildet.

Wir müssen also für diese Fälle annehmen, daß die Eier, falls sie nicht befruchtet werden, ihre Entwickelung mit der Hälfte der bei eintretender Befruchtung vorhandenen Chromosomenzahl beginnen, und daß die hiermit eingeleitete Verminderung erst in dem parthenogenetisch sich entwickelnden Organismus selbst, bezw. lediglich in den Geschlechtszellen desselben ausgeglichen wird. Zu diesem Zweck scheinen mir zwei Möglichkeiten denkbar, nämlich einmal die, daß, ganz ähnlich wie bei dem Ersatz durch den zweiten Richtungskörper, eine Zellteilung bis auf die Verdoppelung der Chromosomen rückgebildet wird, und zweitens die, daß die normale Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte in dem parthenogenetisch sich entwickelnden Organismus unterbleibt.

Blochmann hat darauf aufmerksam gemacht, daß — nach den bisherigen Erfahrungen — aus jenen parthenogenetischen Eiern, welche nur einen Richtungskörper bilden, weibliche Tiere hervorgehen, aus denen mit zweien männliche, und er erhofft hieraus Aufklärung über die Faktoren, welche das Geschlecht bestimmen. Ich halte diese Hoffnung für eine trügerische. Daß zwischen der Zahl der Richtungskörper und dem Geschlecht keine Beziehung besteht, lehrt ja schon das Bienenei allein; es wäre also auf Grund der in Rede stehenden Differenzen bei parthenogenetischen Eiern nur denkbar, daß die Menge der in der ersten Embryonalzelle enthaltenen Chromosomen auf das Geschlecht von bestimmendem Einfluß sei, daß bei geringer Chromosomenzahl Männchen, bei größerer Weibchen entstehen. Allein daß auch in dieser Hinsicht kein durchgreifendes Gesetz vorliegt, sehen wir daraus, daß in befruchteten Eiern, mögen aus denselben nun Männchen oder Weibchen hervorgehen, stets die gleiche Zahl von Chromosomen beobachtet wird [1]).

Ich möchte deshalb die Thatsache, daß die parthenogenetischen Eier von Apis und Liparis zwei, die der Aphiden, Daphniden etc. nur einen Richtungskörper bilden, anstatt mit dem Geschlechtsunterschied der hier und dort entstehenden Individuen, eher damit in Zusammenhang bringen, daß die ersteren Eier nur fakultativ die letzteren stets parthenogenetisch sind. Für jene bleibt es bis ganz zuletzt unentschieden, ob ein Spermatozoon kommt oder nicht, es ist also verständlich, wenn sie sich unter allen Umständen so präparieren, wie es dem phylogenetisch älteren Verhalten — der eintretenden Befruchtung — entspricht, wogegen es bei den anderen ebenso begreiflich ist, daß sie sich gleich für das Ausbleiben des Spermatozoon einrichten.

Es hätte sich allerdings im Ei von Apis und Liparis zwischen der Bildung des zweiten Richtungskörpers und der Befruchtung ein Abhängigkeitsverhältnis ausbilden können, derart, daß der zweite

---

1) Man könnte hiergegen vielleicht einwenden, daß wir von befruchteten Eiern, deren Chromosomen wir zählen, im allgemeinen nicht wissen können, ob aus denselben männliche oder weibliche Tiere entstanden wären. Allein zu der oben stehenden Behauptung genügt es vollkommen, wenn bei einer so kolossalen Menge von Eiern, wie sie von Ascaris meg. beobachtet worden ist, Konstanz der Chromosomenzahl nachgewiesen werden konnte.

Richtungskern nur im Fall der Anwesenheit eines Spermakerns ausgestoßen würde, beim Mangel desselben dagegen an der Entwickelung teilnähme. Allein die theoretische Möglichkeit einer solchen Reaktion macht die versuchte Erklärung nicht weniger wahrscheinlich.

Ich bemerke schließlich, daß die Hypothese WEISMANN's über die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers durch die Entdeckung parthenogenetischer Eier mit zwei Richtungskörpern nicht widerlegt wird. Was ich selbst soeben zur Erklärung dieses Vorkommnisses angeführt habe, kann — mutatis mutandis — auch von WEISMANN für seine Hypothese geltend gemacht werden. Da dieselbe, indem sie die verschiedene Zahl der Richtungskörper mit einer Chromatinreduktion in Zusammenhang bringt, meiner Meinung nach auf einem ganz richtigen Grundgedanken ruht, dürfte sie direkt überhaupt schwer zu widerlegen sein, und es wird sich also darum handeln, ihr eine andere gegenüberzustellen, welche dem gesamten in Betracht kommenden Thatsachenkreis besser entspricht.

Eine solche nach allen Richtungen befriedigende Hypothese scheint mir diejenige zu sein, welche die Richtungskörper als rudimentäre Eier, bezw. Eimutterzellen betrachtet und die ich kurz als die „phylogenetische" oder „Ei-Hypothese" bezeichnen will. Nachdem ich oben die Verträglichkeit dieser Hypothese mit den Vorgängen im parthenogenetischen Ei nachgewiesen habe, mögen hier noch einige Betrachtungen über die Berechtigung derselben im allgemeinen und über ihr Verhältnis zu anderen Deutungen der Eireifungsprozesse Platz finden. Man hat die in Rede stehende Hypothese als eine „morphologische" bezeichnet, und es wird dadurch der Anschein erweckt, als sei dieselbe ganz irrelevant für eine eventuelle physiologische Erklärung der Richtungskörperbildung, ja als bedürfe dieser Vorgang auch für denjenigen, der jene „morphologische" Deutung annimmt, noch einer physiologischen Erklärung. Besonders scharf kommt diese Auffassung zum Ausdruck in WEISMANN's Schrift: „Über die Zahl der Richtungskörper etc.", wo dieser Forscher (pag. 8) sich mißbilligend darüber äußert, daß O. HERTWIG in seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der BÜTSCHLI'schen (Ei-)Hypothese vor der MINOT'schen den Vorzug gegeben habe, obgleich die beiden gar keine entsprechenden Gegensätze seien: die erstere sei eine rein morphologische, die letztere eine rein physiologische Hypothese.

Ich vermag den in dieser Äußerung sich kundgebenden Standpunkt nicht zu teilen. Denn was zunächst den eben erwähnten konkreten Fall betrifft, so finde ich, daß die beiden bei O. HERTWIG angeführten Hypothesen in der That insofern als Gegensätze behandelt zu werden verdienen, als derjenige, der die eine acceptiert, fast mit Notwendigkeit die andere verwerfen muß; und ganz allgemein bin ich der Meinung, daß die Ei-Hypothese nicht nur als eine morphologische, sondern mit gleichem Recht auch als eine physiologische bezeichnet werden darf, indem dieselbe, so wie sie ist, jede weitere physiologische Deutung, wenn nicht ausschließt, so doch überflüssig macht. Denn die Bezeichnung eines organischen Gebildes als rudimentär schließt unmittelbar eine ganz bestimmte und vollkommen ausreichende physiologische Erklärung für das Vorhandensein desselben ein.

Um dies an einem Beispiel zu erläutern, so können wir für die Griffelbeine des Pferdes eine physiologische Funktion durchaus nicht nachweisen, ja im Gegenteil wohl behaupten, daß diese Knochenstücke ohne irgend einen Nachteil für das Pferd auch fehlen könnten. Nachdem wir dieselben aber als rudimentäre Metacarpalien, bezw. Metatarsalien erkannt haben, ist uns damit für ihr Vorhandensein eine ganz bestimmte und völlig erschöpfende physiologische Erklärung gegeben, welche lautet: es sind diese Knochen die Reste von Zehen, deren physiologische Bedeutung bei gewissen Vorfahren der Pferde darin bestanden hat, zur Stütze des Körpers beizutragen, und die, trotzdem sie außer Gebrauch gesetzt worden sind, darum noch heute angelegt werden, weil in der embryonalen Mechanik die Bildung eines jeden Organs so eng mit derjenigen anderer Organe verflochten ist, daß das eine — notwendige — nicht entstehen kann, ohne daß auch das andere — überflüssig gewordene — noch daneben, wenn auch in immer rudimentärerem Zustand, hervorgebracht wird.

Das in dieser Nachwirkung sich äußernde Gesetz, das man als das Gesetz der „organischen Trägheit" bezeichnen könnte, gilt selbstverständlich in gleicher Weise, ja noch strenger, wenn wir anstatt nutzlos gewordener Organe überflüssig gewordene Zellen betrachten; und so genügt dasselbe auch, um die Bildung der Richtungskörper, deren ursprünglicher physiologischer Wert als der von Eiern durch ihre Beziehungen zum jetzigen Ei im höchsten Grade wahrscheinlich ist, in vollkommen befriedigender Weise zu erklären.

Auch ist diese Erklärung für die Richtungskörper nicht einmal

dem Einwand ausgesetzt, den man sonst vielfach gegen eine derartige Deutung in ihrer Funktion unklarer Organe als bloßer phylogenetischer Reminiscenzen machen kann, dem Einwand nämlich, daß ein solches rudimentäres und zweckloses Gebilde doch wohl längst vollkommen verschwunden sein müßte. Denn solange sich der erste Richtungskörper noch teilt — ein Vorgang, dessen gegenwärtige Zwecklosigkeit niemand leugnen wird und der deshalb nur als Reminiscenz gedeutet werden kann — so lange dürfen wir uns auch für die Bildung der Richtungskörper selbst mit dieser Erklärung begnügen.

Freilich muß hervorgehoben werden, daß die Möglichkeit einer neuen Funktion für die rudimentär gewordenen Eier, bezw. Eimutterzellen unbedingt zuzugeben ist. Wie das Quadratbein, nachdem es bei den Säugetieren als Kieferknochen außer Funktion getreten ist, als Bestandteil des schallleitenden Apparats für das Gehörorgan Verwendung findet, so könnten auch die Abortiveier eine neue Funktion übernehmen (so nach meiner Ansicht der zweite Richtungskörper in gewissen Fällen parthenogenetischer Entwickelung); oder es könnte die Bildung der Richtungskörper zur Entfernung gewisser Stoffe aus dem bleibenden Ei benutzt werden, worauf ja die sog. physiologischen Deutungen des Vorganges zumeist hinauslaufen.

Allerdings ist dabei zu bemerken, daß diese Auswurf-Hypothesen bisher alle ohne Beachtung, ja eher mit einer gewissen Verachtung jener phylogenetischen Hypothese aufgestellt worden sind, in einer Weise, gegen welche meines Erachtens sehr schwerwiegende Bedenken erhoben werden müssen. Denn — um nur eines zu erwähnen — nachdem es völlig sicher ist, daß die Bildung eines jeden Richtungskörpers durch eine typische Zellteilung geschieht, die Richtungskörper also Zellen sind, müssen die Anhänger der von Minot, van Beneden und Weismann aufgestellten Theorien den Vorgang so ansehen, daß ein Zellenindividuum gebildet wird, lediglich zu dem Zweck, daß das Mutter- resp. Schwesterindividuum dadurch Gelegenheit findet, sich eines ihm unbrauchbaren Bestandteils zu entledigen: eine Annahme, die auf mich den gleichen Eindruck macht, wie wenn ich mir vorstellen sollte, daß ein Frosch, um seinen Larvenschwanz zu beseitigen, sich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung in ein vorderes und ein hinteres Individuum teilen müßte, von denen dann das letztere mit dem Schwanze zu Grunde ginge.

Dagegen könnte, wie gesagt, in Anlehnung an die Ei-

hypothese in der That angenommen werden, daß an Stelle der ursprünglich gleichartigen Verteilung der einzelnen Zellbestandteile eine ungleiche getreten ist, nicht nur der Masse, sondern auch der Qualität nach, daß die Richtungskörper z. B. an Stelle einer für eine Eimutterzelle oder ein Ei notwendigen Kernsubstanz eine andersartige, welche dadurch aus dem bleibenden Ei entfernt werden soll, zugeteilt erhalten. Allein derartige Annahmen müßten sich nicht allein einer Prüfung auf ihre Verträglichkeit mit der phylogenetischen Hypothese unterziehen, sondern sie müßten auch durch irgend welche Thatsachen — z. B. durch nachweisbare Verschiedenheiten der in den Richtungskörpern enthaltenen Substanzen von den im Ei zurückbleibenden — postuliert sein. Denn daß Richtungskörper überhaupt gebildet werden: diese Thatsache allein rechtfertigt jene Hypothesen nicht.

Betrachten wir die aufgestellten physiologischen Theorien nun von diesen Gesichtspunkten aus, so ergiebt sich zunächst als durchaus verträglich mit der phylogenetischen Hypothese die Annahme Weismann's, daß durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers die Zahl der Ahnenplasmen auf die Hälfte vermindert werde. Denn eine solche „Reduktionsteilung“ könnte, da sie für beide Tochterzellen die gleiche Art von Kernplasma möglich macht, schon bestanden haben zu jener Zeit, wo der zweite Richtungskörper noch Ei war. Allein wir haben oben gesehen, daß nicht der geringste Anhaltspunkt vorliegt, auf Grund dessen der in Rede stehenden Teilung eine solche Bedeutung zugeschrieben werden könnte. Selbst zugegeben, daß eine Reduktion im Sinne Weismann's stattfinden müsse, zeigt die Teilung, welcher das reife Ei und der zweite Richtungskörper ihre Entstehung verdanken, keinerlei Eigentümlichkeit, welche die Reduktion gerade auf diesen Punkt der Entwickelung zu verlegen gestattete, und auch die Vorgänge bei der Parthenogenese lassen sich, wie ich oben gezeigt zu haben glaube, ohne die Weismann'sche Annahme in sehr einfacher und durchaus befriedigender Weise erklären.

Schwieriger als diese von Weismann stammende Deutung des zweiten Richtungskörpers wäre die Minot-van Beneden'sche Hypothese von der Ausstoßung der „männlichen“ Elemente, sowie die Weismann'sche Hypothese von der durch den ersten Richtungskörper vermittelten Entfernung des ovogenen Kernplasmas mit der phylogenetischen Erklärung der Richtungskörperbildung zu vereinigen. Denn diese Hypothesen bedingen die Annahme, daß die Entfernung der jetzt in den Richtungskörpern beseitigten Ei-

bestandteile früher, da die Richtungskörper selbst noch zur Entwickelung bestimmte Zellen waren, auf andere Weise bewerkstelligt werden mußte; daß also eine Verlegung des ursprünglichen Ausstoßungsvorganges stattgefunden habe, die meiner Meinung nach schwieriger zu erklären wäre als ein völliges Verschwinden der Richtungskörper selbst. Allein ich glaube den in Rede stehenden Hypothesen gegenüber auf diese und andere theoretischen Einwände verzichten zu können, da dieselben, wie mir scheint, hinlänglich durch Thatsachen widerlegt werden: nämlich durch jene von mir beschriebenen und noch zu beschreibenden bei der Reifung und Furchung des Eies von Ascaris megalocephala vorkommenden abnormen Fälle, in denen chromatische Elemente, die für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wären, im Ei zurückbleiben, um an der Entwickelung teilzunehmen. Schon im I. Heft dieser Studien glaubte ich mit diesen Beobachtungen ein mächtiges Argument gewonnen zu haben „gegen alle Anschauungen, welche die Bildung der Richtungskörper als eine Einrichtung zur Entfernung von Kernmaterial betrachten, welches für die Kopulation der Geschlechtszellen oder für die Embryonalentwickelung hinderlich sei".

Unter den dort beschriebenen Fällen waren mir besonders diejenigen von Interesse, in denen ein erster Richtungskörper infolge tangentialer Stellung der ersten Spindel nicht gebildet wird, sondern die demselben normalerweise zugeteilten Chromosomen im Ei zurückgehalten werden, um bei der nun erfolgenden Bildung eines einzigen Richtungskörpers halbiert zu werden und mit je einer Hälfte im reifen Ei zu verbleiben, wo sie sich, soweit verfolgbar, ganz ebenso verhalten wie die normalen Ei- und Spermachromosomen. Es braucht kaum gesagt zu werden, daß sich dieser abnorme Verlauf der Eireifung mit seinen Folgen speziell gegen die WEISMANN'sche Lehre von der Ausstoßung des ovogenen Kernplasmas richtet. Denn während ich selbst die vier Stäbchen, welche jedes der beiden Chromosomen der ersten Richtungsspindel zusammensetzen, als völlig gleichwertig betrachte, bestehen nach WEISMANN die zwei nach dem (normalerweise) äußeren Pol gekehrten Stäbchen eines jeden Chromosoma aus ovogenem Plasma, welches eben durch die Bildung des ersten Richtungskörpers entfernt werden soll; die inneren repräsentieren das Keimplasma. Bleiben nun, wie es bei tangentialer Stellung der ersten Richtungsspindel der Fall ist, zunächst alle vier durch die Teilung entstehenden Doppelstäbchen, und schließlich von jedem dieser Ele-

mente die eine Hälfte zurück, so enthält das reife Ei unter seinen vier mütterlichen Chromosomen zwei ovogene, deren Beteiligung an der Embryonalentwickelung mit der WEISMANN'schen Hypothese in Widerspruch steht.

WEISMANN hat jedoch erklärt [1]), daß durch diese Beobachtungen seine Theorie nicht widerlegt werde, und er macht zu diesem Behuf Folgendes geltend. Erstlich sei es, nachdem Mängel in der Teilungsmechanik verschiedentlich nachgewiesen seien, möglich, daß in den von mir beschriebenen Fällen tangentialer Lagerung der ersten Richtungsspindel die beiden Chromosomen nicht ihre ungleichwertigen Seiten gegen die Pole kehrten, sondern je ein aus Keimplasma und ein aus ovogenem Plasma bestehendes Stäbchen, unter welcher Annahme es in der That möglich wäre, daß bei der nun folgenden Bildung eines einzigen Richtungskörpers alles ovogene Plasma entfernt würde und nur Keimplasma im Ei zurückbliebe. — Es ist vielleicht glaubhaft, wenn ich sage, daß ich mir diesen Einwurf selbst vorgelegt, jedoch als nicht stichhaltig befunden habe. Wenn die beiden Chromosomen der ersten Richtungsspindel aus ungleichwertigen Hälften zusammengesetzt sein und der Zweck der Bildung des ersten Richtungskörpers gerade in der Beseitigung der einen Hälfte bestehen soll, dann müssen gewiss sehr vollkommene Einrichtungen vorhanden sein, welche eine richtige Lagerung der beiden Elemente in der Spindel garantieren. Und in der That, wenn wir uns auf den WEISMANN'schen Standpunkt stellen und dabei finden, daß unter vielen Tausenden von jungen Würmchen [2]) kein einziges pathologisch entwickeltes sich findet, so dürfen wir diese Einrichtungen wirklich als von idealer Vollkommenheit bezeichnen. Wie sollen nun gerade in jenen Fällen, in denen es einmal nicht zu einer Abschnürung des ersten Richtungskörpers kommt, nicht nur das eine, sondern gleich beide Chromosomen in eine unrichtige Lage gelangen? Dieses Zusammentreffen wäre höchstens — wenn auch immer ziemlich ungenügend — dadurch zu erklären, daß man direkt einen Zusammenhang zwischen der Chromosomenstellung in der Spindel und der Richtung dieser selbst zur Eioberfläche konstruierte, annehmend, daß bei seitlicher Richtung der ovogenen Teilstücke die Spindel eine tangentiale Stellung einnehmen müßte.

---

1) WEISMANN und ISCHIKAWA, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.

2) Ich beziehe mich hier auf das große von mir studierte Material.

Eine solche Erklärung läßt sich jedoch sehr einfach durch die Thatsache abschneiden, daß die Achse der ersten Spindel zwischen radialer und tangentialer Lagerung jeden beliebigen Winkel zur Eioberfläche bilden kann, wonach ein Einfluß der Chromosomenorientierung auf die Stellung der Spindel mit Bestimmtheit ausgeschlossen werden darf. Ich glaube demnach zu dem Schluß berechtigt zu sein: falls die eine Hälfte des Chromosoma der ersten Richtungsspindel aus ovogenem Plasma besteht und diese Hälfte bei allen denjenigen Stellungen der Spindel, welche zur Abtrennung eines ersten Richtungskörpers führen können, dem einen Pol zugekehrt ist, so besitzt sie eine solche Orientierung auch bei tangentialer Lage der Spindel, und es müssen sonach von den in diesem Fall dem reifen Ei zugeteilten vier Stäbchen zwei aus ovogenem Plasma bestehen.

Weismann erklärt nun, daß auch dies seine Theorie nicht erschüttern könne; denn es frage sich eben, wie sich die beiden ovogenen Elemente nun bei der Embryonalentwickelung verhielten. Über diesen wichtigen Punkt konnte ich früher bereits (Heft II) so viel mitteilen, daß diese abnormen Elemente sich an der Bildung des ruhenden Eikerns ganz ebenso beteiligen wie die beiden anderen, daß fernerhin aus diesem Eikern, an Stelle von zweien, vier ganz typische Schleifen hervorgehen, und daß alle vier in der ersten Furchungsspindel sich regulär teilen. Ich muß gestehen, daß mir schon dieses Verhalten mit dem Begriff des ovogenen Plasma in seinem Gegensatz zum Keimplasma nicht wohl verträglich erscheint; allein ich vermag nun noch einige neue Beobachtungen anzuführen, welche lehren, daß auch die weitere Entwickelung durch das Zurückbleiben jener von Weismann als ovogen bezeichneten Chromosomen nicht gestört wird. Da nämlich die Richtungskörper des Ascarideneies bis zur vollen innerhalb der Eihüllen möglichen Ausbildung der jungen Würmchen nicht allein sich erhalten, sondern auch noch eine Zählung ihrer Chromosomen gestatten, so läßt sich für jeden Embryo feststellen, ob bei der Reifung des Eies, aus dem er entstanden ist, sich eine Irregularität zugetragen hat, es läßt sich genau angeben, ob Chromosomen, die für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wären, im Ei zurückgeblieben sind, worauf dann die Untersuchung des Embryos selbst darüber Aufschluß giebt, ob diese abnormen Elemente eine Störung der Entwickelung verursacht haben. Mit ganz besonderer Sicherheit lassen sich natürlich die uns hier beschäftigenden Fälle konstatieren, in denen nur

ein einziger Richtungskörper mit vier Stäbchen gebildet worden ist, und in denen also zwei abnorme, nach WEISMANN ovogene Elemente im Ei zurückgehalten worden sind. Ich habe in meinem Material zwei ziemlich weit entwickelte, bereits spiralig aufgerollte Embryonen mit dieser Abnormität angetroffen, ohne daß es mir, abgesehen von einem vielleicht etwas größeren Volumen der Kerne, möglich gewesen wäre, im Bau derselben die geringste Abweichung von den gleichalterigen anderen, bei denen die Eireifung normal verlaufen war, wahrzunehmen. Da auf dem beobachteten Stadium bereits alle Organe angelegt sind, so berechtigen die genannten Fälle meines Erachtens zu dem Ausspruch, daß die im Ei zurückbleibenden Chromosomen des ersten Richtungskörpers die Gestaltung des werdenden Organismus in keiner Weise beeinträchtigen.

Noch wichtiger jedoch ist ein dritter derartiger Fall, der ein Stadium mit erst vier Furchungszellen betrifft. Vor zwei Jahren schon habe ich in einer kurzen Mitteilung [1]) eine eigentümliche Kerndifferenzierung während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala beschrieben, die, wie ich damals wahrscheinlich machen konnte und jetzt mit Bestimmtheit behaupten kann, der Differenzierung der Embryonalzellen in somatische und in Geschlechtszellen entspricht. Der feinere Vorgang ist bei typischem Verlauf der, daß die Kernstruktur des Eies (vier Schleifen) sich unverändert nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder nur auf eine u. s. w. forterbt, während jedesmal in der Schwesterzelle vor deren Teilung eine Ausstoßung der weitaus größeren Chromatinmenge aus dem Kern stattfindet, worauf der Rest in Gestalt zahlreicher äußerst kleiner Körnchen in die karyokinetische Figur eintritt. Eine genaue Analyse läßt überdies feststellen, daß von dieser Reduktion die Substanz aller vier, das Kerngerüst ursprünglich zusammensetzenden Schleifen betroffen wird, daß also sowohl an den ausgestoßenen, wie an den im Kern zurückbleibenden Teilen die beiden väterlichen und die beiden mütterlichen Chromosomen in wahrscheinlich ganz gleichem Maße Anteil haben. Nach einer gewissen Zahl von Teilungen hört dann dieser Differenzierungsprozeß auf; es persistiert eine einzige Zelle mit ursprünglichem Kern als Anlage der Geschlechtsdrüse, während die abgespaltenen kleinkernigen Zellen, bezw. deren Nachkommen, die somatischen Zellen repräsentieren.

Wie ich schon in meiner ersten Mitteilung über diesen Gegen-

1) Anatom. Anzeiger, II. Jahrg., Nr. 22, 1887.

stand hervorgehoben habe, beginnt die Reduktion meist nicht im Zweizellenstadium, sondern erst im Vierzellenstadium, wo dann gleich in drei Zellen zugleich die Reduktion vollzogen wird. Und diesen Zustand zeigt auch das oben erwähnte Präparat, das, wie der Besitz eines einzigen, vier Stäbchen enthaltenden Richtungskörpers beweist, aus einem Ei mit vier gewöhnlichen und zwei „ovogenen“ Chromosomen hervorgegangen ist. Im einzelnen lassen die Kerne dieser vier Furchungskugeln folgende Beschaffenheit erkennen: in der einen Zelle treffen wir den Kern kurz vor seiner Auflösung an; das Chromatin ist zu isolierten Schleifen kontrahiert, deren Zahl zwar wegen zu enger Lagerung nicht mit Sicherheit bestimmt werden kann, die aber jedenfalls mehr als vier beträgt und auf Grund des von mir (Heft II) nachgewiesenen Zahlengesetzes mit größter Wahrscheinlichkeit als sechs angenommen werden darf. Von den drei übrigen Zellen enthält die eine einen Kern, der gerade im Begriff steht, Chromatinbrocken auszustoßen; die beiden anderen besitzen bereits fertige Spindeln, welche das typische Bild der Reduktion zeigen: eine aus zahlreichen kleinen Körnchen zusammengesetzte Äquatorialplatte und im Umkreis derselben die großen, zur Auflösung bestimmten Brocken. Obgleich es niemals möglich ist, die Körnchen der Äquatorialplatte genau zu zählen, kann doch mit aller Sicherheit festgestellt werden, daß es in diesen beiden Zellen etwa um die Hälfte mehr sind als gewöhnlich, und ebenso ist die Masse des ausgestoßenen Chromatins zweifellos eine größere.

Es läßt sich demnach behaupten, daß die Schicksale, welche die normalen vier Schleifen des Ascarideneies im Laufe der Entwickelung erleiden, genau ebenso auch von jenen beiden überschüssigen, eigentlich dem ersten Richtungskörper bestimmten Chromosomen durchgemacht werden. Auch diese erben sich in einer bestimmten Zellenreihe, die schließlich zu den Geschlechtszellen hinführt, äußerlich unverändert fort, während sie in allen primären somatischen Zellen eine bedeutende Reduktion und Umformung erleiden. Gerade dieser letztere Vorgang aber ist für unsere Frage von besonderer Wichtigkeit. Es ist ganz gleichgiltig, welche Bedeutung dem Differenzierungsprozeß der Kerne thatsächlich zukommt: sobald man den Gegensatz zwischen Keimplasma und histiogenem Plasma, so wie es WEISMANN thut, statuiert, kann es gewiß für die Keimplasma-Natur einer Chromatinportion kein besseres Kriterium geben als die Thatsache der beschriebenen Reduktion. Chromatin, welches sich vom Ei unver-

ändert nur auf die Geschlechtszellen vererbt, dagegen in allen somatischen Zellen reduziert und umgeformt wird, das muß nach WEISMANN Keimplasma sein, es kann unmöglich aus einem in ganz bestimmter und höchst einseitiger Weise spezialisierten Kernplasma, wie es das ovogene nach WEISMANN sein müßte, bestehen. Sonach enthält also der erste Richtungskörper in seinen vier Chromatinstäbchen Keimplasma oder, falls man diesen Begriff vermeiden will, eine Kernsubstanz, welche derjenigen des normalen Ei- und Spermakerns vollkommen gleichwertig ist. Damit ist aber, wie ich glaube, nicht nur die Hypothese WEISMANN's endgiltig widerlegt, sondern zugleich auch der beste Beweis für die Richtigkeit der phylogenetischen Hypothese der Eireifung erbracht, was nicht näher auseinandergesetzt zu werden braucht.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

1. A. Agassiz and C. O. Whitman, The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic stages of development. Part first. Mem. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Vol. XIV, No. I.
2. Auerbach, Organologische Studien, Heft II. Breslau 1874.
3. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.
4. E. van Beneden, Sur la fécondation chez l'Ascaride mégalocéphale (Rectification). Anatom. Anz., III. Jahrg., No. 4 und 5, 1. Febr. 1888.
5. E. van Beneden et Ch. Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique. 53me année, 3me série, t. VII, 1884.
6. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrbuch, Bd. XII, 1887.
7. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insekteneiern. Verh. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV, H. 2.
8. F. Blochmann, Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb.
9. A. Boehm, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
10. A. Bolles Lee, La Spermatogénèse chez les Chétognathes. La Cellule, Tom. IV, fasc. I.
11. Th. Boveri, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. II, H. 3, 1886.
12. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Jena 1887.
13. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, H. 3, 1887.
14. Th. Boveri, Über partielle Befruchtung, l. c. Bd. IV, H. 2, 1888.
15. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft II. Jena 1888.

16. Th. Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. V, H. 2, 1889.
17. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. X, 1876.
18. O. Bütschli, Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl., Bd. IV, 1885.
19. Carnoy, La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. La Cellule, Tom. II, fasc. 1.
20. Carnoy, La segmentation de l'oeuf chez les Nématodes. La Cellule, Tom. III, fasc. 1.
21. von Davidoff, Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. IX, H. 1, 1889.
22. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen III. Die Befruchtung und Teilung des Eies bei Echinodermen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882.
23. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.
24. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887.
25. Fol, Recherches sur la fécondation et la commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, Tom. XXVI, 1879.
26. Garnault, Sur les phénomènes de la fécondation chez l'Helix aspera et l'Arion empiricorum. Zool. Anzeiger, XI. Jahrg., No. 296 und XII. Jahrg., No. 297, 1888/89.
27. Grobben, Die Entwickelungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. a. d. Zoolog. Inst. d. Univ. Wien, Tom. III, 1880.
28. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I. Teil. Morph. Jahrb., Bd. I, 1875.
29. O. Hertwig, Beiträge etc. II. Teil. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.
30. O. Hertwig, Beiträge etc. III. Teil. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878.
31. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1888.
32. O. und R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
33. Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI, 1888.
34. Kupffer und Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Festschrift für Th. Schwann. Königsberg i. Pr. 1878.
35. Mark, Maturation, fecundation und segmentation of Limax campestris. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Cambridge Mass., Vol. VI, 1881.
36. Platner, Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886.

37. Platner, Die erste Entwickelung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biolog. Centralbl., Bd. VIII, No. 17, 1. Nov. 1888.
38. Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. I—VI. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.
39. Rabl, Über Zellteilung. Morph. Jahrb, Bd. X, 1885.
40. Strasburger, Histologische Beiträge, Heft I. Jena 1888.
41. Vejdovsky, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I. Reifung, Befruchtung und die ersten Furchungsvorgänge des Rhynchelmiseies. Prag 1888.
42. Waldeyer, Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
43. Weismann, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
44. Weismann und Ischikawa, Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern I. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. III, H. 1, 1887.
45. Weismann und Ischikawa, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. III.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind bei Anwendung einer Immersionslinse K von ZEISS gezeichnet, mit Ausnahme der Fig. 53 a (Taf. III), für welche Obj. 7 von LEITZ benutzt wurde.

Tafel XI.

Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë.

Fig. 1. Keimbläschen eines Eies von Pterotrachea, unmittelbar nach der Ablage, mit 16 Chromosomen.

Fig. 2. Die 16 Chromosomen der Äquatorialplatte einer ersten Richtungsspindel von Pterotrachea.

Fig. 3. Erste Richtungsspindel von Pterotrachea in der Metakinese mit 16 Chromosomenpaaren.

Fig. 4. Pterotrachea: erster Richtungskörper und zweite Richtungsspindel mit 16 längsgespaltenen Chromosomen.

Fig. 5. Die 16 Chromosomen einer zweiten Richtungsspindel von Pterotrachea, in der Richtung der Spindelachse gesehen.

Fig. 6. a. Die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers (b) im Ei verbleibenden 16 längsgespaltenen Tochterelemente mit dem in Teilung begriffenen Strahlensystem (Ei von Carinaria).

Fig. 7. Ei von Carinaria nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 8. Spermakern mit seiner Strahlung in einem Ei von Pterotrachea während des Bestehens der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 9. Umbildung der 16 im Ei zurückbleibenden Tochterelemente der zweiten Richtungsspindel zum Eikern (Pterotrachea).

Fig. 10. Ei- und Spermakern von Pterotrachea mit je 16 fadenförmigen Chromosomen.

Fig. 11. Bildung der ersten Furchungsspindel im Ei von Pterotrachea; die Chromosomen sind noch in zwei den beiden Geschlechtskernen entsprechende Gruppen gesondert.

Fig. 12. Gequetschte Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel von Pterotrachea mit 32 längsgespaltenen Chromosomen, vom Pol gesehen.

Fig. 13. Die 16 Chromosomen einer ersten Richtungsspindel von Carinaria, bei schräger Ansicht der Spindel.

Fig. 14. Ei- und Spermakern von Phillirhoë; es ist in jedem Kern nur ein Teil der vorhandenen Chromosomen gezeichnet.

Tafel XII.

Fig. 15—23. Sagitta bipunctata.

Fig. 15. Keimbläschen eines ausgewachsenen Eies mit 9 selbständigen Chromatinkörpern.

Fig. 16. Erste Richtungsspindel mit Äquatorialplatte vom Pol gesehen; 9 Chromosomen.

Fig. 17. Erste Richtungsspindel annähernd vom Pol gesehen, mit 2 aus je 9 längsgespaltenen Chromosomen bestehenden Tochterplatten, von denen die höher gelegene durch dunkleren Ton markiert ist.

Fig. 18. a. Zweite Richtungsspindel im Profil; b. dieselbe vom Pol; 9 längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 19. Ei- und Spermakern mit je 9 fadenförmigen Chromosomen.

Fig. 20. Bildung der ersten Furchungsspindel.

Fig. 21. Desgleichen; die Verbindungslinie der beiden Pole ausnahmsweise nicht senkrecht auf der Verbindungslinie der beiden Chromosomengruppen.

Fig. 22. Äquatorialplatte einer ausgebildeten ersten Furchungsspindel, aus 18 Chromosomen zusammengesetzt.

Fig. 23. Ei- und Spermakern auf einem etwas späteren Stadium als dem der Fig. 19. In jedem Kern 9 Chromosomen.

Fig. 24—30. Cionia intestinalis.

Fig. 24. Der Spermakern mit seiner Strahlung kurz nach dem Eindringen ins Ei.

Fig. 25. Ei- und Spermakern in Kontakt; beide in der Knäuelphase.

Fig. 26. Die noch einfache kugelige Strahlensonne mit den beiden einander gegenüberliegenden Geschlechtskernen, die ihre definitive Größe noch nicht erreicht haben.

Fig. 27. Die Strahlensonne in Teilung begriffen; die beiden Geschlechtskerne in der Knäuelphase.

Fig. 28. Doppelstrahlung: die beiden Kerne mit kontrahierten stabförmigen Chromosomen.

Fig. 29. Die Kerne aufgelöst; die Chromosomen noch zu zwei den beiden Kernen entsprechenden Gruppen gesondert.

Fig. 30. Ei- und Spermakern in Kontakt; dieselben stehen kurz vor der Auflösung und sind gegenüber dem in Fig. 25 gezeichneten Stadium beträchtlich geschrumpft.

Fig. 31 und 32. Ascidia mentula.

Fig. 31. Richtungsspindel im Profil mit 9 gespaltenen Chromosomen.

Fig. 32. Richtungsspindel vom Pol mit 9 Chromosomen.

Tafel XIII.

Fig. 33—39. Tiara (sp.?).

Fig. 33. Die 14 Chromosomen der ersten Richtungsspindel in der Richtung der Spindelachse gesehen.

Fig. 34. Erste Richtungsspindel im Profil mit den vierteiligen Chromosomen, von denen nur ein Teil eingezeichnet ist.

Fig. 35. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz in Form eines Gerüstes, die männliche in Form einer Kugel mit scheinbar körnigem Gefüge.

Fig. 36. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz zu 14 fadenförmigen Chromosomen kontrahiert, die männliche noch zur Kugel vereint, aber gelockert.

Fig. 37. Erster Furchungskern; die noch stärker aufgelockerte Spermakugel giebt sich als dichter Fadenknäuel zu erkennen.

Fig. 38. Die Spermakugel hat sich in fadenförmige Elemente aufgelöst, die vollkommen mit den weiblichen übereinstimmen. Es lassen sich etwa 19 Chromosomen getrennt verfolgen, ein Rest ist noch dicht ineinander verschlungen und bezeichnet die letzte Spur der Spermakugel.

Fig. 39. Die beiden Tochterplatten einer ersten Furchungsspindel, in der Richtung der Spindelachse gesehen, mit je 28 Chromosomen.

Fig. 40—55. Echinus microtuberculatus.

Fig. 40. Keimbläschen mit 9 Chromosomen, kurz vor der Entstehung der ersten Richtungsspindel.

Fig. 41. Erste Richtungsspindel in Bildung begriffen, mit 9 Chromosomen; die beiden Pole decken sich.

Fig. 42. Zweite Richtungsspindel in Bildung begriffen; 9 Chromosomen.

Fig. 43. Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel mit 18 Chromosomen.

Fig. 44. Desgleichen.

Fig. 45. Desgleichen mit 27 Chromosomen.

Fig. 46. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz zu 9 getrennten Fäden kontrahiert; die männliche noch zu einer dichten Kugel vereint.

Fig. 47. Erster Furchungskern; 9 weibliche Chromosomen; die männlichen noch dicht zusammengeknäuelt.

Fig. 48. Erster Furchungskern kurz vor seiner Auflösung; die Spermakugel hat sich in fadenförmige Chromosomen aufgelöst, die von den weiblichen nicht zu unterscheiden sind.

Fig. 49. Ein durch ein einziges Spermatozoon befruchtetes kernloses Eifragment zur Zeit, wo die einfache Spermastrahlung in zwei Strahlensonnen zerfallen ist, und die chromatische Substanz des Spermakerns sich in 9 Chromosomen aufgelöst hat, die sämtlich nur zu der einen Strahlenkugel in Beziehung stehen.

Fig. 50. Eine in Bildung begriffene erste Richtungsspindel mit 18 Chromosomen.

Fig. 51. Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel mit 23 Chromosomen.

Fig. 52. Die 9 Chromosomen eines Spermaamphiasters aus einem Eifragment.

Fig. 53 a. Ein Ei mit erster Furchungsspindel, deren Äquatorialplatte abnormerweise nur von den Elementen des Eikerns gebildet ist, während der Spermakern unbeteiligt in der Peripherie liegt. — Fig. 53 b. Die Äquatorialplatte des in a gezeichneten Eies bei stärkerer Vergrößerung, mit 9 Chromosomen.

Fig. 54. Ei- und Spermakern bereiten sich abnormerweise selbständig zur Teilung vor.

Fig. 55. Erste Furchungsspindel in Bildung begriffen; die Chromosomen zu zwei Gruppen gesondert, von denen die eine dem Ei-, die andere dem Spermakern entspricht.

Über den Einflufs äufserer Agentien auf einzellige Wesen.

Von

Dr. Carl Bruno Schürmayer.

Hierzu Tafel XIV.

Einleitung.

Ein Gedanke der neuern Zeit war es, bei Beobachtung von Lebenserscheinungen der Zelle künstliche Eingriffe zu machen, die den normalen Verlauf der inneren Prozesse abändern.

Wie die kurze Erfahrung lehrt, ist diese Untersuchungsmethode ganz geeignet, auf verschiedene, bisher noch völlig unbekannte Punkte helleres Licht zu werfen.

Einmal giebt sie, in Anbetracht der in der Zelle obwaltenden einfacheren Verhältnisse, ein übersichtlicheres Gesamtbild von der Wirkungsweise der verschiedenen Substanzen, unterstützt also den Pharmakologen in seiner Forschung. Dann aber läßt sich aus den willkürlich zu erzeugenden pathologischen Zuständen manches über die normale Abwiegelung physiologischer Vorgänge entnehmen.

Auf den Gedanken, in solcher Weise vorzugehen, kam wohl zuerst Max Schultze (1) in seiner grundlegenden Arbeit über das Protoplasma (2). Dann war es auch Binz (3), der uns unter anderm mit dem Einfluß von Chinin auf Plasmabewegung bekannt machte.

Für diesen Autor überwog hier, wie andernorts (4), das pharmakologische Interesse, was auch teilweise von Rossbach (5) gilt.

Betreffs des Verhaltens der uns ferner liegenden niederen pflanzlichen Organismen muß auf die andernorts (6) zu findende Zusammenfassung der Litteratur verwiesen werden.

Sehr interessante Aufschlüsse über Teilungsvorgänge im Leibe von Infusorien (Stentor) erzielte Gruber (7) durch Anwendung mechanischer Eingriffe.

Zu einer ausgedehnteren Verwertung der Agentienwirkung zum Zwecke der Erkenntnis physiologischer Prozesse schritten erst kürzlich O. und R. HERTWIG (8).

Nachdem hier ganz überraschende Resultate sich ergeben hatten, lag der Gedanke nahe, den Einfluß der dort verwendeten Substanzen oder den ihnen nahe stehender auf einzellige Wesen im allgemeinen zu prüfen. Als das nächstliegende Material wurden hierzu Protozoen, speziell Infusorien gewählt.

Bei der großen Beweglichkeit und ungemeinen Zartheit dieser Objekte gestalteten sich die Untersuchungen aber äußerst mühevoll und nahmen daher mehr Zeit in Anspruch, als von vornherein zu erwarten war. Denn in zahlreichen Vorversuchen mußten erst die zweckdienlichen Gattungen ausgesucht, ihr normales Verhalten festgestellt werden. Eine Menge von Fehlerquellen war erst aufzufinden und gar manchem Beachtung zu schenken, worauf so genaue Rücksicht zu nehmen man sonst nicht geneigt ist.

Dann ergaben sich die Symptome der Beeinflussung teilweise nur sehr undeutlich, rasch vorübergehend, auch handelte es sich oftmals um kleine Abweichungen von der Norm, besonders in den Anfangsstadien.

Um das Material auf der Höhe des Lebens zu erhalten, wo allein richtige Resultate zu erwarten sind, fanden verschiedene Kautelen Anwendung.

Zunächst wurde auf Erhaltung einer konstanten Temperatur des die Versuchstiere enthaltenden Wassers hingearbeitet; denn noch mäßige Schwankungen hatten unliebsame Störungen im Gefolge, so die Abkühlung während kalter Winternächte. Andererseits genügte schon eine kurze Einwirkung direkter Sonnenstrahlen, um von früheren ganz abweichende Resultate herbeizuführen. Hieraus ergiebt sich, daß bei Beurteilung der Einzelheiten die Angabe der Jahreszeit und Tagestemperatur mit berücksichtigt werden mußte.

Unbedingte Reinheit aller Instrumente und Gläser war nun das nächste Erfordernis. Für jede zur Verwendung kommende Substanz diente eine besondere Schale, bezw. Pipette. Uhrgläser lagen nach dem Gebrauch tagelang in Wasser, kamen sodann in Alkohol, um hierauf nach abermaligem Abspülen mittelst destilliertem Wasser durch trockene Lappen eine neue Reinigung zu erfahren.

Unterlagen Tiere in Uhrgläsern dem Einfluß löslicher Agentien, so geschah dies stets in der Art, daß die Schale in eine

Glasdose mit aufgeschliffenem Deckel gebracht wurde, auf deren Boden sich eine Schicht Wasser befand. Diese feuchte Kammer garantierte für stetes Gleichbleiben des Konzentrationsgrades, schützte aber andererseits auch vor Staub und weiteren fehlerbringenden äußeren Einflüssen.

Bei Untersuchungen unter dem Deckglas, auf dem Objektträger sorgten entsprechende Filtervorrichtungen für stets gleichmäßigen Zu- und Abfluß des Wassers bezw. der mittelst derselben hergestellten Lösungen. Wachsfüßchen schützten das Objekt vor zu großem Druck, gestatteten dagegen je nach Bedürfnis ein zweckentsprechendes Festlegen.

Unter solchen Vorsichtsmaßregeln erstreckten sich die Versuche auf alle nur vorkommenden Infusorien, wenn möglich auch Rhizopoden.

Nach Ausscheidung weniger brauchbaren Materials wurden vorgezogen:

Rhizopoden: Amöben, Actinosphaerium.

Infusorien: Paramecium, Nassula, Spirostomum, Stentor, Stylonychia, Oxytricha, Euplotes, Carchesium, Vorticella,

wie sie der Augenblick eben bot. Ihrer Zähigkeit und Größe wegen übertrafen alle anderen Paramecium aurelia, das stets den Ausgangspunkt für Vergleiche bot; teilweise gilt dies auch von Carchesium polypinum.

Geachtet wurde, als den Kriterien der relativen Beeinflussung, auf folgende Punkte:

A) Verfolgung der sich ergebenden Anzeichen während einzelner Zeitabschnitte, oft bis zum Eintritt des durch Agentienwirkung hervorgerufenen Absterbens der Organismen.

1) Pseudopodien, die Raschheit ihrer Bildung und Einziehung, Form und Aussehen, im Zusammenhang hiermit das mehr oder minder rasche Fließen der Körnchen; schließlich das Einziehen jener etc.

2) Vakuolen:

a) kontraktile Vakuolen. Rhythmus, Größe, Gestalt, Intensität ihrer Kontraktion, Beziehungen zum Volum des Körpers. Einfluß auf die Struktur des angrenzenden Plasmas.

b) Flüssigkeitsansammlungen. Zahl, Größe, Form, Volum, Beziehungen zur kontraktilen Vakuole und Körpergestaltung.

3) Anhänge des Zellleibes.
   a) Wimpern der Körperoberfläche. Intensität ihrer Flimmerung, Koordination der Bewegungsrichtung, Beziehung zu normaler wie abnormer Fortbewegung des Tiers.
   b) Wimperspiralen. Lebhaftigkeit ihres Strudelns, Grad ihrer Entfaltung, Moment teilweiser oder gänzlicher Einziehung.
   c) Trichocysten. Moment ihres Erscheinens, Aussehen, Anzahl, Verbreitungsbezirke.
4) Kontraktile Stiele. Grad ihrer Streckung oder Kontraktion, Verhalten der Muskeln in und außer Verbindung und Beziehung mit dem Zellleib, Häufigkeit der Kontraktionen etc.
5) Zellleib als Ganzes. Gestalt, Volum, Struktur des Plasmas, Form, Grad der Kontraktion, Verhalten im Moment des Absterbens.

B) Zufügung fixierender Agentien zur genaueren Prüfung des jeweiligen Zustandes,
Grad der Erhaltung und natürlichen Wiedergabe der aufgezählten Gebilde.

Die gewählten Agentien zerfallen in:
a) thermische:
   Wärme, Kälte;
b) chemische:
   Antifebrin, Antipyrin, Cocain, Chloroform, Chloralhydrat, Strychnin.

Hieran schließen sich Färbungsversuche „intra vitam" mittelst:
   Cyanin und Malachitgrün.

Bei der Prüfung dieser Substanzen an genanntem Material unter Beobachtung der aufgeführten Kautelen wurde weiterhin auf folgende Weise verfahren:

a) Thermische Einflüsse. Sie unterlagen einer näheren Untersuchung bezüglich der Einwirkung auf die Zelle mittelst eines kleinen geschlossenen Brütofens. Nebenher kam der Schultze-Objekttisch zur Verwendung, beide teils abgekühlt, teils erwärmt. Auch wurden Schalen mit Versuchstieren direkt auf Kältemischungen gelegt und durch Umrühren des Wassers der Eisbildung vorgebeugt, somit ohne diesbezügliche Nachteile für die Tiere eine unter den Nullpunkt sinkende Temperatur erzeugt.

Auch der Brütofen, in seinen hohlen Wandungen mit Schnee-

Salzmischung erfüllt, lieferte ganz befriedigende Abkühlungsgrade, um so mehr, als im Winter der Apparat noch vors Fenster gestellt wurde. Nach seiner Verbringung ins Zimmer zeigte das im Binnenraum neben den Objekten angebrachte Thermometer stets 5—10 Minuten lang noch eine Null nicht erreichende Temperatur an.

Bei Übertragung von Infusorien auf den Objekttisch mittelst Objektträger mußte eine Erwärmung momentan allerdings eintreten. Sie war aber in Anbetracht der Geschwindigkeit, mit der die Manipulation vor sich ging, unbedeutend und mußte sofort wieder verschwinden, da der SCHULTZE'sche Tisch seiner ganzen Länge nach mit Kältemischung bedeckt war. Außerdem stand der Fuß des jenen tragenden Messingstatives ebenfalls in besagtem Gemisch. Die Abkühlung blieb daher eine hochgradige. Denn obwohl das dort angebrachte Thermometer auf dem weit größeren Teil seiner Oberfläche von der wärmeren Zimmerluft umgeben war und nur eine kleine Strecke dem Metall anlag, stieg das Quecksilber doch nie über + 4° C. Hiernach läßt sich annehmen, daß auf dem Objekttische so ziemlich 0° herrschte, auch nach längerer Dauer eines Versuchs.

Ältere Objektiv-Systeme mit kurzem Fokus machten stets die Anbringung eines Wassertropfens zwischen Linse und Deckglas möglich; letzteres konnte sich somit nicht an seiner Oberfläche beschlagen, wodurch ein deutliches Sehen garantiert wurde. Bei Operation mit Wärme hielt eben dieses Verfahren eine Trübung der Linse durch Wasserdampf ab.

Um das mißliche rasche Steigen der Temperatur zu verzögern oder zu beseitigen, wurde feuchtes Filterpapier auf dem heizbaren Objekttisch ausgebreitet, auf solchem lag auch der Objektträger auf. Eine Filtervorrichtung führte auch hier Flüssigkeit entsprechender Temperatur ab und zu.

b) Chemische Substanzen. Betreffs ihrer Reinheit sind Zweifel ausgeschlossen, Fehler dieser Arten konnten also nicht unterlaufen. Anfangs schien der Zusatz der Agentien in festem Zustand in das die Tiere enthaltende Wasser geraten; bald aber zeigte sich die Wirkung als eine äußerst ungleiche; im Umkreis der betreffenden Krystallstücke entstanden starke Diffusionsströmungen. Die nächsten Infusorien wirbelten darin umher und sanken gelähmt zu Boden, während andere noch viel später keine Beeinflussung verrieten.

Um nun diese schädlichen Momente zu umgehen, kamen im voraus hergestellte Lösungen in Anwendung, und zwar diente zur Erzeugung derselben reines Wasser, da das destillierte an und

für sich in gewissen Fällen pathologische Erscheinungen im Gefolge hatte.

Einer Ausdehnung der Versuche setzte oftmals die geringe Löslichkeit der Stoffe in Wasser eine Grenze, was hauptsächlich für Antipyrin gilt.

Im einzelnen Falle war das Verfahren ein derartiges, daß in einem graduierten Glase dem die Versuchsobjekte enthaltenden Wasser eine entsprechendes Quantum einer Lösung zugesetzt wurde. Nach erfolgtem Durcheinanderrühren und Umgießen fand die Uhrschale Aufnahme in der feuchten Kammer.

Sollte die Untersuchung stattfinden, so konnte diese schon mit bloßem Auge oder bei schwächerer Vergrößerung vorgenommen werden, wo es sich nur darum handelte, einen Überblick zu gewinnen. Behufs genauerer Prüfung erfolgte Übertragung unter Deckglas in bezeichneter Weise. Kurze Wirkungen starker Prozentsätze ließen sich so bequem untersuchen, aber auch längere Zeit zu beobachten gestattete die Filtervorrichtung. Ein erwähnenswertes Beispiel möge hierfür sprechen: Paramecien behielten während 2 Stunden ihre völlige Lebensfrische; der Vakuolenrythmus blieb konstant $\frac{v_1}{v_2}\frac{5}{5}$[1], nur in ca. 10 Fällen von über 300 Zählungen war er vorübergehend auf $\frac{v_1}{v_2}\frac{5}{6}$ oder $\frac{6}{5}$ gestiegen, und zwar dies erst nach Verlauf einer vollen Stunde.

So war denn ein Modus geschaffen, auch von den stärksten Vergrößerungen Gebrauch machen zu können. Für gewöhnlich kamen zur Verwendung die Systeme „Reichert 3. 5. 8.“ mit Ocular 1 oder 2, für einzelne Zwecke „Leitz Im. IX u. XII“.

Nur selten wurden die Versuche über 2 Stunden ausgedehnt; jeweils erfolgte Vergleichung mit einer unter denselben äußeren Verhältnissen in Wasser enthaltenen „Kontrolle“. Den Ausgangspunkt eines Urteils bildete stets das Verhalten der Tiere vor der Behandlung.

Zum Verständnisse verdient die Art der Notierung gewisser Verhältnisse einige Erläuterung; zunächst der Rhythmus der Vakuolenkontraktion.

Das Einfachste wäre, die Zahl der von einer Systole zur folgenden verflossenen Zeit aufzuzeichnen. Da aber in Ermangelung eines anderen Zeitmaßes der Sekundenzeiger einer Uhr Benutzung

1) Erklärung siehe weiter unten.

fand, war die Anstrengung für das Auge zu groß, Zifferblatt und Gesichtsfeld des Mikroskops zugleich zu beherrschen. Deshalb geschah die Notierung durch Striche, deren Summe die in einer Minute verflossenen Kontraktionen wiedergab. Bei Anwesenheit zweier Vakuolen hatte dies Vorgehen den Vorteil, auch über das Alternieren Aufschluß zu geben, z. B. $\begin{matrix} v_1 \\ v_2 \end{matrix}\Big|\begin{matrix} |\;|\;|\;|\;|\;|\;|\;|\;| \\ |\;|\;|\;|\;|\;|\;|\;| \end{matrix}\Big|$ etc. oder allgemein $\begin{matrix} v_1 & 5 & 4 \\ v_2 & 5 & 2 \end{matrix}$.

Wo, wie bei Carchesium, eine ununterbrochene Zählung während einer vollen Minute unmöglich war, der häufigen Kolomekontraktion wegen, wurde folgender Ausdruck gewählt: $\frac{2\ \text{C.}}{15\ \text{S.}}$: 18° C, d. h. zwei Kontraktionen in 15 Sekunden bei 18° C; gewöhnlich wurde zur besseren Übersicht dieser Wert auf 1 Minute ausgerechnet, also hier $\frac{8\ \text{C.}}{1\ \text{M.}}$: 18° C. Die Bruchform besagt also stets, daß hier nur Näherungswerte vorliegen.

In den Fällen, wo Abtötung den jeweiligen (Lähmungs-)Zustand näher prüfen oder ihn erhalten sollte (Stentor, Carchesium, Vorticella, Spirostomum) fand die Fixierung statt mit

Konzentrierter Sublimatlösung (9),
2 % Osmium-Säure-Lösung (10), sowie
einer Mischung (11) (gl. T. voriger Substanzen + gl. T. 2 % Essigsäure).

Als Färbemittel diente Borax-Karmin nach GRENACHER, zum Einschluß anfangs Kanadabalsam. Es litten aber mitunter zarte Objekte in den Übergangsflüssigkeiten, hauptsächlich dem Nelkenöl. Gerade in Fällen, wo es sich darum handelte, geringe oder fehlende Stielkontraktionen nachzuweisen, hatten die Präparate sich so verändert, daß zuvor genommene Zeichnungen mit dem fertiggestellten Präparat nicht mehr stimmten. Im allgemeinen büßten Carchesien-Kolonieen stets an Schönheit ein, bestehend in langer Streckung der Stiele, regelmäßiger Verzweigung, sowie Längsstreckung des Zellleibes. Daher wurde der Glyceringelatine (12) zuletzt der Vorzug gegeben, schon wegen der einfacheren Einbettungsmethode. Der Farbstoff wurde, wie dies seitens reinen Glycerins geschieht, nie ausgezogen, wenigstens in den bis heute 2 Jahr‸ alten Präparaten, was auch für die Zukunft eine günstige Prognose erlaubt.

Erster Abschnitt.

I. Kapitel.

Thermische Einflüsse.

Bei einer Betrachtung der Wirkungsweise äußerer Agentien auf einzellige, freilebende Organismen verdienen jene Einflüsse vor allen anderen Berücksichtigung, denen der Organismus normalerweise schon während seines ganzen Lebens unterliegt, nämlich die thermischen. Zwischen weit auseinanderliegenden Grenzen schwankend, sind sie es, die einmal eine Grundbedingung für jedes Leben darstellen, andererseits aber infolge ihrer leichten Veränderlichkeit Erscheinungen erzeugen können, welche, ohne abnorm genannt werden zu dürfen, sich wesentlich vom Gewöhnlichen entfernen.

Erst wenn wir nach unten oder oben zu weit gehen, wachsen auch besagte Anzeichen zu einer Größe an, deren pathologischer Charakter nicht mehr abzuleugnen ist. Hiermit stehen wir sodann auf dem Boden des Experimentes; aus dem Gesagten aber wurde klar, daß die diesbezüglichen Versuche, wie kaum andere einen allmählichen Übergang von natürlichen Lebensbedingungen zu abnormen erlauben, also auch ganz geeignet erscheinen, hier die erste Stelle einzunehmen. Und letzteres hat ferner deshalb weitere Geltung, weil jene nicht rein qualitativ, vielmehr nur bei quantitativer Steigerung die vitalen Vorgänge beeinträchtigen.

Nun unterscheiden wir thermische Einflüsse als Wärme und Kälte; die Abhandlung beider, die ja nur relative Zustände sind, im Rahmen einer Versuchsreiche könnte daher auf den ersten Blick nicht unangebracht erscheinen. Obwohl dies bisher der allgemeine Standpunkt war, veranlaßten uns verschiedene Gründe. von demselben abzuweichen. Zur Vermeidung von Fehlerquellen bei den Untersuchungen, sowie in Interesse größerer Klarheit in der Darstellung wurden daher beide getrennt behandelt.

Um eine feste Ausgangsbasis zu haben, nehmen wir an, daß der größte Teil des freien, durch Nahrungsaufnahme, Bewegung, bisweilen auch die Vermehrung gekennzeichneten Lebens der Protozoen sich in einem Raume zwischen ca. $+8^{\circ}$ bis 25° C abspielt. Hiernach nennen wir Wärmeeinfluß eine Erhöhung, Kältewirkung eine Erniedrigung unter die äußerste Marke dieser Gradreihe.

a) Wärme.

Wollen wir uns über Wärmewirkung unter Beachtung aller Einzelheiten Klarheit verschaffen, so ist dies nur, der großen Mannigfaltigkeit der Ergebnisse wegen, durch Aufführung und Verfolgung einzelner als typisch herausgegriffener Versuche möglich.

Wenden wir uns der oberen Grenze zu; es sind Paramecien ca. 24—26° C ausgesetzt; ihr Vakuolenrhythmus betrug zuvor $\frac{v_1\ 5}{v_2\ 5}$ in der Minute. — Nach 1 Stunde stieg die Frequenz auf $\frac{v_1 = 6}{v_2 = 6}$ p. M.

Nach 2 Stunden auf $\frac{7}{7}$ neben $\frac{4}{4}$ und $\frac{6}{6}$,

„ 3 „ findet sich $\frac{6}{6}$ als Maximum,

neben $\frac{5}{5}$ und $\frac{4}{4}$,

Nach 4 Stunden zeigen neben einzelnen abgestorbenen Individuen die überlebenden eine gleichbleibende oder nur kaum merkliche Steigerung.

Nach 6 Stunden wie oben, daneben Übergänge zur sichtlichen Erschöpfung; daneben schon auftretende Verquellung.

Gleichen Schritt mit dem Zustande der kontraktilen Vakuole hielt auch die Flimmerbewegung.

Bei Stentoren, normal $\frac{3\ C.}{5\ M.}$: 18° C, stieg die Kontraktionszahl unter oben genannten Umständen nach:

2 Stunden auf $\frac{4\ C.}{5\ M.}$: 24—26° als Maximum,

4 „ war aber $\frac{4\ C.}{5\ M.}$ Durchschnitt, daneben aber bereits ein Sinken auf $\frac{2\ C.}{5\ M.}$ ersichtlich.

Nach 6 Stunden trat aber letztgenannte Frequenz schon als Maximum auf; eine bedeutende Zahl der Tiere war bereits verquollen. — Die Stentoren verhielten sich also wie die am stärksten reagierenden unter den Paramecien.

Carchesium mit $\frac{8\text{—}9\ C}{1\ M.}$: 17° C zeigte folgende Änderungen.
24—26° C nach 3 Stunden dasselbe

„ 4 „ $\frac{9\ C}{1\ M.}$ bis $\frac{11\ C}{1\ M.}$: 26°.

Bei Einwirkung einer Temperatur von 30° C während 5 Stunden fanden sich sogar die Werte.

$$a)\ \frac{12\ C.}{1\ M.} : 30^{\circ} \quad b)\ \frac{16\ C.}{1\ M.} : 30^{\circ} \quad c)\ \frac{17\ C.}{1\ M.} : 30^{\circ}$$

neben den dazwischenfallenden. Carchesium darf daher weniger empfänglich genannt werden als die Repräsentanten oben. Es zeigte sich ferner, daß da, wo für letztere die Grenze des Lebens lag, dieses Infusor erst ins Stadium hoher Erregung trat. — Hieraus, wie aus anderm ergiebt sich:

1) Der Grad der Beeinflussung einzelliger Organismen durch Wärme ist bei gleichbleibenden Grundsymptomen nach Gattungen, Familien, Ordnungen etc. ein verschiedener.

2) Auch Angehörige derselben Spezies lassen individuelle Schwankungen erkennen.

3) Jede Wärmewirkung — und nur sie allein — macht sich geltend zunächst durch Hebung der Frequenz der Vacuolenkontraktion.

4) In einer die obere Grenze des Normalen nur wenig überschreitenden konstanten Temperatur ist eine vorübergehende Anpassung möglich.

Letzteres tritt noch deutlicher hervor, wenn wir sozusagen den negativen Beweis liefern durch Anwendung rasch anwachsender Temperatur an Stelle der konstanten.

Während bei einem Anwachsen der Wärme zu einer Höhe von 27° C in 1½ Stunden Paramecien (wenn auch teilweise in der Ortsveränderung beeinträchtigt, wie dem Spiel der Wimpern) der Mehrzahl nach dennoch Leben zeigen, ist das Bild ein anderes, wird derselbe Effekt in 5 Minuten hervorgebracht. Dann erfährt zunächst der Rhythmus der pulsierenden Blase eine bedeutende Erhöhung, bis $\frac{v^1\ 10}{v_2\ 10}$. Beide Vakuolen aber bleiben plötzlich diastolisch gelähmt stehen und zeigen eine starke Vergrößerung ihres Durchmessers.

Beide, die Extreme darstellenden Versuche geben bemerkenswerte Einzelheiten. Der erste ist ganz geeignet, in seinem Verlauf die allgemeinen Symptome einer Wärmewirkung ableiten zu lassen. Es ergiebt sich:

5) Jede nicht zu stürmische Wärmewirkung läßt drei graduell verschiedene Stadien unterscheiden.

Als erstes tritt auf eine Steigerung, wie der Vakuolenfrequenz, so aller anderen Lebensäußerungen. Da die Wimpern rascher

strudeln, und zwar unter Erhaltung ihrer Koordination, bewegen sich die Infusorien lebhaft hin und her unter langsamer Drehung um die Längsachse; es ist dies etwas Normales (13), nur bei der größeren Lebhaftigkeit selbstverständlich auffallender.

Sodann erlahmt die Beweglichkeit nach und nach, das Flimmerkleid indessen läßt eine andauernde Thätigkeit weiterhin erkennen, doch schlagen die einzelnen Cilien wirr durcheinander. Infolgedessen „steht" jedes Individuum auf einer Stelle und dreht sich bisweilen um seine Längs- oder auch Queraxe, ohne vorwärts zu kommen. Das Körpervolum ist infolge im Innern aufgetretener Flüssigkeitsansammlungen vergrößert. Von letzteren unterscheiden sich die kontraktilen Vakuolen durch ihre Funktion wie Größe.

Schließlich tritt unter Sistierung aller Bewegungserscheinungen völlige Starrheit ein, in der die Zelle, stark gebläht und bisweilen äußerlich verunstaltet, einige Zeit verharrt, um dann fast plötzlich durch Verquellung zu Grunde zu gehen.

6) Stürmisch anwachsende thermische Beeinflussungen führen das Erregungsstadium rascher herbei und verstärken dasselbe; unter Ausfall eines langsamen Rückgangs folgt sofort der Zustand völliger Starre.

Somit besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Einfluß konstanter und rasch oder langsam aufsteigender Temperaturgrade.

Während gegen 40° C die große Mehrzahl der Versuchsobjekte abstarb, wurde das als ungemein zäh bereits erkannte Carchesium als Prüfstein für die obere Grenze der Lebensfähigkeit benützt und weiterhin Wärme vorsichtig zugeführt. In 1 Stunde war obige Temperatur von 40° C erreicht worden, in einer weiteren 42°, dann nach 30 Minuten 45° C und bald darauf 47° C. Nun trat die Reaktion auf. Nach hochgradiger Steigerung zeigte die kontrakt. Vakuole jetzt $\frac{0 \text{ C.}}{1 \text{ M.}}$ neben $\frac{5-6 \text{ C.}}{1 \text{ M.}}$: 47° C. Es erfolgte 15 Minuten später momentanes Absterben, nachdem schon bei 45° C die Umrisse der Einzeltiere undeutlich geworden waren. Somit folgt hieraus:

7) Einzellige Organismen, speziell Infusorien können eine Temperatur von 45°, allerdings nur auf kurze Zeit ertragen. Plasmagerinnungen treten erst hier auf.

Vergleichen wir diese Resultate mit denen anderer Autoren, so muß zunächst darauf hingewiesen werden, daß eine Übereinstimmung der beiderseitigen Befunde gar nicht erwartet werden

darf. Denn in der ausschließlichen Mehrzahl der Fälle war anderorts im Gegensatz zu hier eben mit einer rasch ansteigenden Temperatur operiert worden, wonach Abweichungen unvermeidlich sein müssen.

So ließ z. B. KÜHNE (2) in ein 35° warmes Wasser eine Amöbe fallen und brachte „durch geeignete Manipulation in einer Minute eine gleichmäßige Durchtränkung zustande". Die dortige Annahme, daß Amöben bei 35° absterben, hat daher nur relativ Geltung.

Bezieht sich das Gesagte auch teilweise auf M. SCHULTZE (3), so hatten wir doch in bezug auf andere Punkte Gelegenheit, die Richtigkeit seiner Angaben zu bestätigen, teilweise aber auch dieselben zu erweitern.

So bezeichnet dieser Autor als oberste Lebensgrenze für Vorticellen ca. 41° C. An späterer Stelle[1]) sagt er: „tierisches wie pflanzliches Leben erhält sich im Wasser von 45° nur noch sehr spärlich, und wir sind berechtigt, vorauszusetzen, daß tierisches und pflanzliches Leben über ca. 45° nicht andauernd bestehen kann." Hierauf wird auf EHRENBERG's (14) Funde von Leben in Thermen weit höherer Temperatur hingewiesen, ohne Versuch einer Ausgleichung der scheinbaren Widersprüche.

Betreffs des ersten Punktes muß darauf hingezeigt werden, daß die Zahl wohl zu niedrig gegriffen ist. Gegen die Fixierung der Grenze in jener Gegend sprechen unsere Ergebnisse durchaus nicht, sie lassen aber eine Erhöhung zu und geben so den Schlüssel zur Lösung der Frage der heißen Quellen. Denn kann man durch langsames (und relativ doch rasches) Erwärmen die Versuchsobjekte in einer höheren als die bisher als Maximum angesehenen Temperatur noch lebend erhalten, so ist der Schluß gerechtfertigt, daß eine Anpassung in jenem Sinne nichts Außerordentliches genannt werden kann.

Die Worte SCHULTZE's[2]) „Auch die schnelle Erwärmung ... bis 45° giebt ein lehrreiches Bild. Die Pseudopodien erstarren in der Lage, worin sie sich gerade befinden, und verharren lange in derselben, bis diffundierende Einflüsse des Wassers sie endlich stören" — hatten eine Behandlung von Actinosphaerium E. in ähnlicher Weise zur Folge. Doch scheint dieses Objekt kein passendes zu sein für solche Untersuchungen. Denn entgegen

---

1) l. c. S. 35 bezw. S. 49.
2) l. c. pg. 22.

den widersprechenden Äußerungen SCHULTZE's fand hier bald Einziehung aller Pseudopodien statt, und zwar jeweils ohne auch nur eine Ausnahme.

Das nur war zu sehen, daß ein erstes Erregungsstadium nicht fehlte; die Pseudopodien „pendelten" — um die Basis als Aufhängepunkt — lebhaft hin und her; im Ektosark entstanden eigentümliche Bewegungen, die als wellige Erhebungen und Senkungen auf der Oberfläche wahrzunehmen waren. Je rascher die Temperatur stieg, desto stürmischer traten diese Erscheinungen auf. Auch die Körnchenströmung wurde beschleunigt.

An den kontraktilen Vakuolen ließ sich mit Deutlichkeit nach einiger Zeit nur eine Herabsetzung der Frequenz ihrer Entleerung nachweisen. Dann hörte auch das Pendeln auf, rasche Lähmung der pulsierenden Blasen war ersichtlich, während alle Scheinfüßchen rasch verschwanden. In einem Falle, wo in 20 Minuten das Quecksilber auf 27° C gestiegen war, vergingen 10 volle Minuten, ohne daß eine Systole verschiedener weit diastolisch dilatierter Vacuolen zu sehen gewesen wäre. Erst später erfolgten träge Kontraktionen — ein Beweis dafür, daß über die Natur der Gebilde keine falsche Anschauung geherrscht hatte. Nun hätte eine Systole aber im Maximum in 4—5 Minuten zustande kommen müssen, wie neben anderen Angaben (15) zahlreiche diesbezügliche eigene Versuche beweisen.

Rasch verschwanden dann auch hier die Pseudopodien-Achsenfäden, wobei sie allerdings ein „starres" Aussehen hatten, was sich aber mit angezogenem Befunde nicht decken kann, denn im Innern dauerte die Körnchenströmung fort. Eine Übereinstimmung aber besteht bezüglich der weiteren Vorgänge, die nicht als Tötung, vielmehr nur als hochgradige Lähmung zu deuten sind. Denn nach 24 Stunden boten die erneuerten Pseudopodien völlig normale Struktur dar, auffallen konnte allerdings ihre beträchtliche Länge, zu der sie sich nun ausgedehnt hatten.

Rasches Ansteigen der Temperatur bis 42° C führte auch hier plötzliche Auflösung der Zellindividuen herbei.

Es muß daher angenommen werden, daß SCHULTZE mit langsam ansteigenden Einflüssen operierte; denn in bezug auf solche nur kann er sagen[1]): „Tiere, welche dieser Temperatur (42° C) ausgesetzt waren, fand ich nach 12—24 Stunden stets ohne eine Spur beginnender Zersetzung und mehrere Male mit neu ausge-

---

1) l. c. (1) S. 34.

streckten Pseudopodien, deren Bewegungen sehr träge waren, an denen ich aber Körnchenströmung mit dem Okular-Mikrometer aufs deutlichste konstatieren konnte."

Im Gegensatze zu dem eben angezogenen Autor stehen die ROSSBACH'schen (5 a) Ansichten über Wärmewirkung. Auch wir können denselben nicht beipflichten, da viele Ungenauigkeiten sofort in die Augen fallen. So ist es z. B. völlig unrichtig [1]), „daß bei 25° C die Tiere plötzlich, wie auf Kommando, mit einem Schlage hin und her schießen". Unsere, nach jeder Richtung variierten, mit möglichster Gewissenhaftigkeit angestellten Versuche fordern eine andere Deutung. Denn die zahlreichen Resultate decken sich alle darin, daß es sich eben nicht gleich bleibt: „wie lange dieselbe Temperatur wirkte".

Auch O. und R. HERTWIG [2]) fanden dieses bei Beeinflussung von Echinodermeneiern durch thermische Agentien. Es entsprach nämlich der Zeitdauer der Einwirkung ein höherer Grad von Polyspermie, was, auf unsere Verhältnisse bezogen, so viel heißt als stärkere Herabsetzung der Lebensenergie des Plasmas. Und dies gilt, wie wir sahen, auch für die Protozoen, allerdings mit einigen Beschränkungen.

b) Kälte.

Auch für Kältewirkungen gelten im großen und ganzen die obigen Befunde.

1) Eine Entfernung vom naturgemäßen Durchschnittsmaß hat für die Vakuole, weniger für die Wimpern eine Beschleunigung zur Folge, auf die als Reaktion Ermattung und schließlich Stillstand folgt.

Bei Paramecium konnte der Rhythmus auf $\frac{v\ 5}{v_2\ 7}$ oder $\frac{6}{7}$ sich erhöhen.

2) Auffallend ist hierbei, daß beide kontraktilen Vakuolen nicht gleichmäßig alteriert werden.

Schon bei rasch ansteigender thermischer Beeinflussung hatte sich teilweise dies gezeigt, während es hier fast durchgängig und in mehr in die Augen springender Weise geschah.

3) Zum Unterschied von Wärmestarre fand sich im Kältetetanus das Hinterende von Infusorien mit zwei kontraktilen Vakuolen so stark angeschwollen, daß manche Holotrichen, was Ge-

1) l. c. (5 a) S. 179 bzw. 203 bzw. 204.
2) l. c. (86) S. 94—102.

stalt anbelangt, mit halbkontrahierten Stentoren große Ähnlichkeit hatten. Es trat somit eine Lähmung der hinteren, bei Paramecien dem Munde näher gelegenen Vakuole früher und weit mehr akut auf als eine solche der vordern.

4) Je rascher der Nullpunkt erreicht wurde, um so stärker war die Herabsetzuug aller Lebensäußerungen; sie erreichte für „15 Minuten von 17° C bis 0°“ in bezug auf die kontraktile Vakuole ebenfalls „Null“. Nur alle 5 Minuten kontrahierte sich noch einige Zeit lang die vordere Vakuole bei geringer Größenzunahme; die hintere blieb während 10 Minuten unter enormer Dilatation völlig starr.

Daß neben all diesen Erscheinungen auch eine wesentliche Veränderung des Protoplasmas einherging, dafür sprechen alle Anzeichen.

Während die Versuchstiere, zunächst Infusorien, sich unter Algen verkrochen, krümmte sich ihr Körper ganz eigentümlich. Lappenartige Fortsätze wurden ausgestreckt und wieder eingezogen, während das Infusor träg auf einer Stelle lag. Der Kern, durch eigenartiges Brechungsvermögen des Lichtes ausgezeichnet, war bisweilen von einer großen Vakuole umgeben.

Das erinnert ganz an die Angaben von Brars (16) über Amöben (auf welche leider unsere Untersuchungen nicht ausgedehnt werden konnten): „Bei Temperaturen zwischen 5° und 2° R stellen viele Amöben ihre Bewegung langsam ein, ohne sich wesentlich zu verändern; läßt man aber die Temperatur bis zum Gefrierpunkt des Wassers sinken und läßt man diese Temperatur einige Stunden lang, so erfährt der Amöbenkörper charakteristische Veränderungen . . . Der Körper erschien abgerundet, central lag der Kern, um ihn helles Plasma, an einem Pole fand sich in den meisten Fällen eine nicht kontraktile Vakuole.“

Sehr beachtenswert sind die Erfolge, die durch raschen Wechsel, bezw. die plötzliche Aufeinanderfolge beider extremen Zustände erzielt wurden. Es ergab sich:

5) Wärme rasch auf Kälte folgend und umgekehrt hat denselben Effekt wie weitere Steigerung des ursprünglich angewandten Zustandes thermischer Einflüsse (17).

Geht der abnorme Zustand langsam in den normalen über, so erholen sich die Versuchstiere ihrer Mehrzahl nach, vorausgesetzt, daß der Eintritt der Starre erst kurz zuvor erfolgte oder der Tetanus nicht zu lange andauerte.

Auch wenn letzterer längst vorzuliegen scheint, sieht man nämlich nach 5—10 Minuten bei einzelnen Individuen abermals eine teilweise Entleerung des Vakuoleninhaltes sich einstellen, womit der Beweis geliefert ist, daß wirklich auch ein Zwischenstadium, die „Starre“, sich zwischen Leben und völliges Absterben einschaltet. Als Eintritt des definitiven Todes darf, bei Abwesenheit fixierender Agentien, erst dieser Augenblick bezeichnet werden, wenn der Körper platzt und in Verbindung hiermit oder auch selbständig Quellungen auftreten, ein Umstand, der, vielfach übersehen, andernorts falsche Deutungen veranlaßte.

So sichthar nun überall jene „Starre“ als Folge gewisser Grade thermischer Agentien zu Tage tritt, ist sie doch nicht so tiefgreifend wie die durch chemische Stoffe erzeugte Lähmung, dafür sprechen die Abtötungsversuche.

Wenn nämlich die kleinsten Plasmateile wirklich stark affiziert wurden, so konnte man erwarten, daß diejenigen Organismen, bei denen sich kontraktile Elemente finden, in ihrem Zustande allgemeiner Anästhesie dauernd zu fixieren sind.

Dies traf nun nicht zu, ein Beleg dafür, daß durch hochgradige thermische Einflüsse nicht die Empfindungs-, jedoch die Bewegungsfähigkeit der Moleküle aufgehoben wird. Tritt von außen ein stärkerer Reiz hinzu, so erfolgt sofort eine Reaktion der kleinsten Elemente, d. h. eine Kontraktion, sei es der Stiele oder des Körpers.

In welchen Fällen auf Umwegen, d. h. durch künstliche Verstärkung des eingetretenen Lähmungszustandes, technisch gut verwendbare Resultate erreicht werden konnten, wird später erörtert werden.

So viel aber ergab sich — und darin stimmen alle Versuche überein — daß thermische Einflüsse zur Herstellung geeigneter Präparate von kontraktilen Zellindividuen ungeeignet sind. Dazu kommt noch ein weiterer Umstand: infolge allzu großer Steigerung der Temperatur zerfallen die Muskeln, hauptsächlich die der Stiele. Somit läßt sich ein Schluß auf den Grad der Lähmung alsdann nicht mehr ziehen.

Zur näheren Orientierung, sowie Angabe von Einzelheiten, ferner als Belege für das Gesagte folgen anbei einige als typisch herausgegriffene Versuche.

Wärme. **Konstante Temperatur.**

Datum, No.	Name des Versuchs-objekts.	Verfl. Zeit vor Beginn der Unters. an.	Erzielte Temperatur	Kontraktile Vakuole: Rhythmus	Kontraktile Vakuole: Gröfse, Gestalt	Wimper-, Orts-bewegung.	Körper-gestalt, Volumen, Inneres	Allgemeine Bemerkungen.
14. XII. 1887 1.	Paramecium aurelia	1 St.	ca. 26°	Norm: v 5, 5, 5, 5, 5. v_2 5, 5, 5, 5, 5. A $\frac{6}{6}$, $\frac{6}{6}$ B $\frac{6}{6}$, $\frac{6}{6}$, $\frac{6}{6}$ C $\frac{5}{4}$, $\frac{5}{5}$ F $\frac{6}{6}$, $\frac{5}{6}$, $\frac{6}{5}$	Normal.	Koordiniert, lebhaft, normal.	Normal, im Umkreis d. kontr. Vak. kl. Flüssigkeitsansammlungen.	Kleiner Bruchteil trägt auf der Oberfläche des Körpers anhaftende Flüssigkeitsblasen.
2.	"	2 St.	"	A $\frac{5}{6}$, $\frac{6}{6}$, $\frac{6}{7}$, $\frac{6}{7}$, $\frac{6}{7}$, $\frac{5}{7}$, $\frac{6}{6}$, $\frac{6}{6}$ B $\frac{4}{3}$, $\frac{4}{4}$	Etwas vergrössert.	" teilweise Ermattung.	"	
3.	"	3 St.	"	A $\frac{6}{6}$, $\frac{5}{6}$, $\frac{6}{6}$ B $\frac{6}{6}$, $\frac{5}{5}$, $\frac{4}{4}$ C $\frac{1}{3}$	v_2 weit über normal vergröfsert.	Grofsenteils weitergehende Ermattung	Etwas aufgebläht, sonst wie oben.	Einzelne Exemplare abgestorben.
4.	"	4 St.	"	A $\frac{7}{7}$, $\frac{7}{7}$, B $\frac{6}{6}$, $\frac{6}{7}$ neben Rückgang	Starke Grössenzunahme, haupts. v_2.	Lahmer	Vol. gewachsen, Schwellung auf ersten Blick auffallend.	
5.	"	6 St.	"	Neben Lähmung beider Vakuolen noch v. 5, 5 / v_2 6, 5 } Maximum	Unnatürl. vergröfsert.	Koord. aufgehoben, Wimp teilweise erloschen, Ortsbew. sistiert.	"	Sofern nicht abgestorben „kriechen" die Tiere lahm am Boden hin.
6.	"	5 St.	30°	Selten v_2 als kontr. Vak. zu unterscheiden von völliger Lähmung an alle Stadien bis A $\frac{5}{5}$, $\frac{5}{4}$, $\frac{4}{4}$ B $\frac{7}{6}$ $\frac{7}{6}$	Ganz enorme Vergröfserg., hauptsächl. v_2.	Vorwiegend Wimperbew. erloschen, Koordination nie mehr erhalt., alles träg, wie leblos am Boden.	Starke Blähung.	NB. Nach langsamem Zusatz von frischem Wasser erhalten sich die Tiere teilweise jeweils langsam wieder, nachdem die Temperatur gesunken war.

Wärme.

Ansteigende Temperatur.

Datum, No.	Name	Zeit in:	Temperatur auf:	Kontraktile Vakuole: Rhythmus	Kontraktile Vakuole: Größe, Gestalt	Wimper-, Ortsbewegung	Körpergestalt, Volumen, Innres	Allgemeine Bemerkungen.
16.XII. 1887 2.	Paramecium aurelia	10 M.	27° C	Neben Lähmung $A\ \frac{8}{7}, \frac{7}{7}\ B\ \frac{5}{7}, \frac{7}{7}\ C\ \frac{8}{8}$	Durchmesser stark vergrößert.	Herabgesetzt.	?	Nach Abkühlung schwimmen die Tiere schon 10 Minuten später wieder umher, Vakuole: $A\ \frac{5}{5}, B\ \frac{4}{4}, \frac{4}{4}$.
3.	"	8 M.	"	Wie oben, aber auch $\frac{4}{5}, \frac{2}{3}, \frac{4}{4}$	"	"		"
5.	"	3 M.	28°	$A\ \frac{\infty}{\infty}, \frac{8}{0}, \frac{0}{0}\ B\ \frac{8}{9}, \frac{9}{9}, \frac{9}{9}\ C\ \frac{10}{10}$	v_2 vorwiegend diastolisch gelähmt, stark vergrößert.	"	Etwas gebläht.	Wo Lähmung der Vak. in Diastole, pulsieren die zuführenden Kanäle u. veranlassen nach 3 bis 5 Minuten teilweise Entleerung jener.
2. VI. 1888		2 St.	27°	Hier nur auf allg. Symptome geachtet!				
8.	"	Es ergab sich nach			nichts auffallendes.			
		1 M.	20°					
		15 M.	25°		Normal.	Lebhaftes Umhertreiben, plötzliches Anhalten.	Normal.	

Wärme. **Ansteigende Temperatur.**

Datum No.	Name	Zeit in:	Temperatur auf:	Kontraktile Vakuole		Wimper-, Ortsbewegung	Körpergestalt, Volumen, Innres	Allgemeine Bemerkungen
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
2. VI. 1888 8.	Paramecium aurelia	Es ergab sich nach 40 M. bis 1 St.	25 ° 25 °	?	?	Änderung d. Richtung, Drehung um Längsache, langsames Vorwärtskommen bei rascher, aber nicht koord. Wimperbewegung.		
		1 St. 30 M.	27 °	?	Stark vergrössert.	Flimmerbewegung selten, meist jede einzelne Wimper sichtbar. Tiere liegen meist angeschwollen ruhig, selten zuckendes Vorwärtsschnellen.		
		2 St.	27 °	?	?	Die Infusorien kriechen mühsam am Boden hin, verstecken sich unter Algen, stofsen an, drücken sich gegenseitig platt. Häufig sind die anhängenden Blasen gröfser als der Querdurchmesser der übrigens stark geblähten Zelle. Bewegung erlöschend, Verquellung überhandnehmend, daher abgebrochen.		

Kälte. **Konstante Temperatur.**

Datum No.	Name	Zeit	Temp.	Kontraktile Vakuole		Wimper-, Ortsbewegung	Körpergestalt, Volumen, Innres	Allgemeine Bemerkungen
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
1. II. 1888 1.	Paramecium aurelia	18 St.	ca. 0°	A $\frac{4}{6}, \frac{5}{5}, \frac{6}{7}$ B $\frac{7}{?}, \frac{6}{?}, \frac{?}{6}, \frac{5}{5}, \frac{6}{7}$ teilweise Lähmung von v_2 alle Stadien!	v_2 stark vergröfsert, auch v_1 teilweise über normal.	Wimperbwg. langsam oder erloschen; alle Tiere liegen auf einer Stelle; teilweise führen sie innerhalb eines vom ausgestofsenen Trichocystenfaden gebildeten Mantels kriechende Beweg. aus.	Stentorform, Kern von eigentümlichem Lichtbrechungsvermögen, ab und zu liegt er innerhalb einer Vakuole.	Im Plasma scheinen molekuläre Strukturveränderungen vor sich gegangen zu sein, da der ganze Körper wie mattgeschliffenes Glas aussieht.

Kälte. **Absteigende Temperatur.**

Datum No.	Name	Zeit	Temp.	Kontraktile Vakuole		Wimper-Ortsbewegung	Körpergestalt, Volumen, Innres	Allgemeine Bemerkungen.
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
31. I. 1888 1.	Paramecium aurelia	in $1^1/_2$ St.	ges. auf —3°	A $\frac{3}{?}, \frac{3}{?}, \frac{3}{?}$ B $\frac{6}{?}, \frac{6}{?}, \frac{6}{?}$ C $\frac{2}{4}, \frac{4}{3}, \frac{5}{4}$ D $\frac{3}{3}$ E $\frac{4}{4}$ F $\frac{6}{?}, \frac{4}{3}$ G $\frac{4}{4}, \frac{4}{4}$	In einzelnen Fällen v_2 von der dort liegenden grossen Zahl Vakuolen nicht zu unterscheiden. Wenn dies möglich Gröfse auffallend	Ortsbewegung, wenn vorhanden, nur langsam, teilweise Drehung um Längsachse. Wimperbewegung meist ohne Koordination.	Stentorform nicht ganz deutlich ausgeprägt. Schwellung des Körpers deutlich sichtbar.	Auch hier Aussehen wie mattgeschliff. Glas; obwohl die Tiere noch Lebensäufserungen zeigen, Kern schon seit längerer Zeit deutlich sichtbar.

II. Kapitel.
Chemische Einflüsse.

Während ohne Wirkung eines thermischen Agens Organismen nicht bestehen können, gelegentlich unserer Versuche also nur eine Steigerung oder Herabsetzung naturgemäß allerorts sich findender Einflüsse herbeigeführt wurde, ist es in bezug auf chemische Stoffe eine andere Sache. Normalerweise unterliegt ihrer Beeinflussung der Protozoenkörper nur insoweit, als kleine Mengen jener sich in jedem Wasser gelöst finden, wie Schwefel, Chlornatrium etc.

Diejenigen Substanzen aber, zu denen wir gerade griffen, kommen in der Natur mit Organismen, wie unsere Versuchsobjekte es sind, nicht in Berührung; wird dies aber auf experimentellem Wege künstlich herbeigeführt, so muß unter diesen ganz fremden Lebensbedingungen notwendigerweise das Leben der Zelle mehr oder minder gefährdet werden. Diese Stoffe erzeugen demnach schon durch die ihnen innewohnenden Eigenschaften, d. h. rein qualitativ, pathologische Zustände, die durch das Quantum der verwendeten Menge näher modifiziert werden.

Soweit über dieses Thema Arbeiten vorliegen, handelte es sich vorwiegend in denselben darum, denjenigen Konzentrationsgrad einer Lösung zu bestimmen, wo der Organismus abstirbt. Man hatte demnach also die praktische Frage der Desinfektion zumeist im Auge.

Dieses Vorgehen aber ist zum Studium der Eigentümlichkeiten des Zelllebens nicht geeignet. Es bedarf hierzu einmal der Anwendung aller Mischungsverhältnisse, besonders der mittleren und schwachen, dann aber auch nur solcher Stoffe, die wirklich typische Symptome erzeugen.

Aus der Mitte solcher wurden unsererseits einige gewählt, die Untersuchungen aber erlitten insofern eine Beschränkung, als nur mit gleichbleibenden Konzentrationsgraden operiert wurde, also im Gegensatz zum vorigen Kapitel Variationen dieser Art wegfielen.

Ihrer chemischen Verwandtschaft nach zerfallen diese Substanzen, wie folgt:

A) Tetanische Alkaloide.

1) Salpetersaures Strychnin $C_{21}H_{22}N_2O_2$.

2) Antipyrin $C_6H_5N\begin{cases} CO-CH \\ N-C \\ CH_3\ CH_3 \end{cases}$

3) Cocain $C_{17}H_{21}NO_4$.

B) Aromatische Verbindungen.

4) Antifebrin $C_8 H_9 NO = N(C_6 H_5)(C_2 H_3 O)H$.

C) Alkohole.

5) Chloroform $CHCl_3$

6) Chloralhydrat $C_2 HCl_3 O = CCl_3 \text{-} CH \text{-} O$.

A. Alkaloide.

Schon früh zogen die Alkaloide das allgemeine Interesse der Physiologen auf sich; mußte es doch auffallen, wie geringe Gaben derselben so ungemein heftige Wirkungen erzeugen, weit stärkere als ein gleiches Volum anderer Arzneimittel.

Aber trotz alledem war man bis heute nicht imstande, eine befriedigende Erklärung für die im Organismus entstehenden Veränderungen zu geben. Eine solche wird in bezug auf höhere Tiere, um die es sich meistens handelte, sicher erst dann in Angriff genommen werden können, wenn man sich darüber völlige Klarheit verschafft hat, wie die Grundsubstanz, das Plasma, gegen solche Behandlungsweise reagiert. Und hierüber Aufschluß zu geben, scheinen vor allen andern Organismen die einzelligen tierischen Wesen äußerst geeignet.

1. Strychnin.

Ganz im Einklange mit der Wirkungsweise der Alkaloide steht der Einfluß des Strychnins auf einzellige Organismen.

Um einen völligen Überblick zu gewinnen, wollen wir hier in kurzen Zügen erst das Verhalten der nach systematischen Grundsätzen gruppierten Versuchstiere kennzeichnen und sodann die allgemeinen Grundsätze ableiten.

Von Rhizopoden zeigten Amöben (Hyalodiscus limax Duj.) (18) nach einem 15 Minuten andauernden Einfluß einer 0,01 $\frac{0}{0}$ Lösung keine Bewegungserscheinungen mehr, vielmehr bei völliger Kontraktion alle Anzeichen eintretenden Zerfalles unter ungemein starker Vakuolisierung.

Bei „0,0001 $\frac{0}{0}$ L. ca. 1 Stunde" trat dasselbe ein.

Actinosphaerium Eich. stimmte im großen und ganzen hiermit überein.

Unter den Infusorien ergaben sich bei Behandlung mit 0,01 $\frac{0}{0}$ L. folgende Resultate:

Holotricha (Paramecium) starben nach ca. 30 Minuten ab, indem der sehr stark aufgeblähte Körper platzte;

Heterotricha (Stentoren) nach ca. 1 Stunde, nachdem sie sich seit der 30. Minute zur Kugel kontrahiert hatten und ebenfalls reichlich mit Vakuolen erfüllt waren;

Hypotricha (Oxytrichen, Stylonychien) verhielten sich ebenso.;
Peritricha (Carchesium, Vorticella) zeigten nach 1 Stunde sich nur erst ganz wenig beeinflußt, nach 2 Stunden zwar stärker, aber ohne schon abzusterben. Vorticella indessen war empfänglicher als Carchesium.

Hieraus geht hervor:

1) Bei Übereinstimmung der Hauptsymptome ist der Grad der Wirkung von Strychnin auf Protozoen nach Ordnungen, Familien etc. ein verschiedener, und zwar scheint mit der Höhe im System die Widerstandsfähigkeit zu wachsen. Individuelle Abweichungen fehlen auch hier nicht.

Die Symptome selbst ergaben sich bei Gebrauch starker und mittlerer Lösungen übereinstimmend für alle Infusorien, wie folgt:

Im ersten Stadium zeigen die Versuchstiere eine erhöhte Thätigkeit der Wimpern; sind Borsten vorhanden, so geraten diese in heftige Zuckungen; die Ortsveränderung ist eine unnatürlich rasche. Hierauf macht sich eine Unsicherheit im Steuern bemerkbar, es folgt starke Drehung um die Längsachse, wobei der eine Pol des Körpers aus der Drehungsebene heraustritt, der andere darin verharrt, so daß als Bahn ein kegelförmiges Gebilde resultiert.

Nun tritt wegen Mangels einer Koordination der Wimperbewegung Unvermögen, vom Platze zu kommen, auf. Bald liegt die Mehrzahl der Tiere unter Fortdauer der Flimmerung lahm am Boden und sucht unter sichtlicher Anstrengung ruckweise vorwärtszukommen, was aber bald ebenfalls unmöglich wird. Die Beschleunigung der Wimperbewegung dauert größtenteils fort, und zwar bis zum Momente des Absterbens durch Quellung. In andern Fällen tragen halbverquollene unförmliche Plasmakugeln (der deformierte Zellleib) auf einer Seite der Peripherie Wimpern, die lebhaft hin und her peitschen, bis zum Momente, wo das Ganze zerfließt.

Unterdessen zeigten die kontraktilen Vakuolen eine rasch zunehmende Verlangsamung ihres Rhythmus, die mit Lähmung in Diastole endet, schon lange vor Auflösung der Zelle. Der Durchmesser der kontraktilen Vakuolen ist dabei sehr gewachsen; finden sich in einem Organismus deren zwei (Paramecium), so übertrifft die hintere (v_2) die vordere an Größe.

2) Strychninwirkung macht sich nicht in gleicher Weise auf alle Teile der Zelle geltend; während die kontraktile Vakuole sofort in ihrer Funktion beeinträchtigt wird, sind die übrigen Lebensäußerungen von Anbeginn beschleunigt. Sie gehen teils unter die Norm zurück, um einen Übergang zur Lähmung sichtbar werden zu lassen. Dies bezieht sich aber nur auf die muskelbegabten Infusorien und

hier ohne Ausnahme allein auf die koloniebildenden. — Sonst aber bleibt das Erregungsstadium (von der kontraktilen Vakuole abgesehen) bis zum Moment des Todes in mehr oder minder bedeutendem Umfange bestehen, wie das Flimmerkleid deutlich lehrt. Im Gegensatz zu diesen Cilien aber tritt bei denjenigen der Wimperspiralen eine Verlangsamung, ja oft ein völliger Stillstand (Carchesium) ein.

Einer charakteristischen Erscheinung muß Erwähnung geschehen, die zwar auch andernorts auftritt, der Ausstoßung langer fadenförmiger Gebilde aus dem Ektoplasma einzelner Infusorien. Bei Wärme- und Kältewirkung undeutlich, boten sie hier sich völlig klar und deutlich der Beobachtung dar. Meist erschienen sie zu der Zeit, wo die Tiere ihre freie Ortsveränderung einbüßten. Sie sind bei Stentoren spärlicher und kürzer als bei Paramecium (Fig. 1). Sie konnten allein den Inhalt der hier längst bekannten „spindelförmigen Gebilde“ dargestellt haben. Denn vor ihrem Austritt hatte die äußere Zellschicht ein getüpfeltes Aussehen, was hernach nicht mehr zutraf.

Vergleicht man den erzielten Effekt starker Lösungen mit dem schwacher in bezug auf Zeitdauer, so kommt man zu folgendem Resultate.

Der Zustand der Lähmung tritt z. B. für Paramecium bei Gebrauch einer 0,01 % Lösung nach 15 Minuten ein. Somit ließe sich für eine 0,001 % Mischung ein größerer Zeitraum annehmen, um dasselbe eintreten zu sehen. Dies ist aber nicht so. Sogar für 0,0005 % L. genügen 15—20 Minuten, was doch in keinem Verhältnisse steht zur geringern Konzentration.

Auch bei Actinosphaerium brachten relativ schwache Lösungen die Pseudopodien in derselben oder wie oben in kürzerer Zeit zum Schwinden als 10—100 mal stärkere Verhältnisse.

Brauchte z. B. eine 0,003 % L. 4 Minuten, so waren für 0,00001 % L. 8 Minuten nur erforderlich. Dort fehlten starke Quellungserscheinungen, hier erreichten sie eine bedeutende Höhe.

Ferner war zur Wiederherstellung der Pseudopodien nötig für „0,003 % L. 4 Minuten“ ein Aufenthalt in reinem Wasser von 2 Stunden, damit sich als Durchschnittsmaß eine Länge von 0,5 Teilstrichen ergab, so erforderte hingegen eine „0,00001 % L.: 8 Minuten Wirkungsdauer“ einen Aufenthalt im Wasser während 2¼ Stunden, und doch fand sich als Maximum jener Gebilde nur eine Länge von 0,3 Teilstrichen.

Hieraus läßt sich entnehmen:

3) Mittelstarke Lösungen wirken in der Zeiteinheit intensiver als starke Konzentrationsgrade.

4) Mischungen von 0,000 0001 % und darüber bringen keinen merklichen Eindruck weder auf Rhizopoden noch Infusorien hervor, wenigstens in einer Zeit von 12 Stunden, also einem Zeitraum, in dem Fehlerquellen das Resultat nicht zu sehr beeinträchtigen.

5) Mischungen von 0,01 % vermögen von allen diesen Versuchstieren nur ganz kurze Zeit ertragen zu werden, 5 Minuten im Maximum. — Äußere Umstände setzen hier übrigens einem Weitergehen ein Ziel, denn schon aus 0,05 % L. krystallisiert das Strychnin häufig wieder aus, es ist also diese Zahl die Grenzmarke für die Löslichkeit dieser Substanz in süßem Wasser bei unserer Normaltemperatur von ca. 16° C.

Wie bereits angedeutet, liegen auch auf diesem Gebiete einige Arbeiten vor. So streift Schultze [1]) vorübergehend die Strychninwirkung auf Amöben; auch Binz kommt flüchtig darauf zu sprechen.

Eingehender beobachteten Strychnineinflüsse O. u. R. Hertwig (86). Handelte es sich auch hier um das Verhalten der Eizelle, so lassen sich doch Stützen für die unsererseits dargelegten Ansichten dort finden. So z. B. [2]) in den Worten:

„Höchst auffällig (wirkt) Strychnin .... Selbst bei hochgradiger Polyspermie sind die (Furchungs-)Hügel äußerst deutlich und nicht unwesentlich größer als bei normaler Befruchtung, während man doch hätte erwarten sollen, daß das Eiplasma weniger zur Bildung geeignet ist, wenn es an vielen Orten gleichzeitig in Anspruch genommen ist."

Hieraus ergiebt sich unzweifelhaft, daß ein erstes Stadium der Steigerung der vitalen Vorgänge im Plasma der Eizelle ebenso existiert, wie teilweise in dem des Infusorienkörpers (19).

Auch ein ähnliches Verhalten der Spermatozoen findet sich bei jenen Autoren sowohl direkt angegeben, als auch läßt es sich von unserem Standpunkt aus leicht erkennen.

„Wenn man Sperma in 0,01 % Strychnin überträgt, so leidet dasselbe anfänglich gar nicht. Nach 3 Stunden verlangsamte sich die Bewegung etwas, doch fällt diese Erscheinung nicht sehr in die Wagschale, da Sperma, welches lange Zeit im Meerwasser gelegen hat, ebenfalls Einbuße an Lebensenergie erfährt" [3]).

Obwohl nun gerade diese letzte Bemerkung geeignet erscheint, die Beweiskraft obiger Worte für in Rede stehende Zwecke abzuschwächen, müssen wir doch annehmen, daß das „leiden anfänglich

---

1) l. c. (1) S. 32.
2) l. c. (8) S. 127/128, ebenso S. 129 wie S. 29.
3) Ebenda S. 45.

nicht" eben das Resultat der beschleunigenden Wirkung des Strychnins war. Dies um so mehr, wenn es an späterer Stelle heißt: „. . . in mittelstarken Lösungen schwimmen die Spermatozoen noch nach 2 Stunden herum, *lebhaft beweglich*" [1]).

Allerdings fehlen über die relative Beweglichkeit und die sonstigen Anzeichen nähere Angaben; es dürften letztere aber, deren einzig deutliches Anzeichen die Wimperbewegung ist, beim Fehlen dieser Gebilde hier kaum mit Sicherheit zu geben sein, es müßten denn die Geiseln sich ähnlich verhalten. Es läßt sich auch, das muß eingeräumt werden, ein direkter Vergleich nicht gut ziehen. Für das Infusor ist Wasser das Bereich des Lebens, Sperma leidet darin nach längerem Aufenthalt, die Lebensbedingungen sind sehr ungleiche. Es müßte eben hier eine „Kontrolle" mit reinem, den Samen enthaltendem Wasser allein geeignet sein, alle Bedenken und Einwürfe zu entkräften.

Wie dem nun auch sein mag, das Verhalten des Eiplasmas wenigstens kann nur nach einer Richtung hin, und zwar mit voller Berechtigung zur Stütze unserer Behauptungen gedeutet werden.

Was Infusorien betrifft, so versuchte ROSSBACH (5 a) eine eingehende Schilderung ihrer Schicksale unter Strychninbehandlung, doch hat auch hier das oben gefällte Urteil Geltung.

Gleich anfangs treten Widersprüche mit unseren Befunden auf; wir verwendeten Lösungen von 0,01 % bis 0,0000001 %. Nun äußert sich ROSSBACH [2]): „Bei Lösungen von 1 : 500 und 1 : 1000 traf ich, bis das Präparat unter das Mikroskop kam, kein einziges Infusor am Leben. Dasselbe war auch der Fall für 1 : 2000, 1 : 3000, 1 : 4000, die ich der Reihe nach untersuchte." — Als Versuchsobjekte dienten hypotriche Infusorien, mit denen unsererseits nun sofort begonnen wurde. Eine Notiz lautet: „0,01 % 10 Minuten (Oxytricha): unter Kreisbewegungen, Krümmung des Körpers, teilweise beginnender Zerfall. In 0,003 % L. hielt dasselbe Tierchen 1 Stunde lang aus, in 0,005 % L. 1½ Stunden" etc.

Daß ROSSBACH's Worten keine Geltung zukommen kann, dafür sprechen die Angaben von BINZ [3]), daß Paramecien 0,01 % Lösungen über mehr als 2 Minuten ertrugen. Es scheint, daß die hier sich findenden Darstellungen über Chinin und Morphium irrtümlicherweise auf Strychnin übertragen wurden, obwohl BINZ deutlich erklärt, daß Strychnin „viel weniger stürmisch" wirke als Chinin.

1) l. c. (8 a) S. 127.
2) l. c. (5 a) S. 222.
3) l. c. (4) S. 308.

Sonach müssen wir gegen ROSSBACH die oben gegebenen Darstellungen entschieden aufrecht erhalten.

Dieselben wurden übrigens durchgängig bestätigt durch Gebrauch von Fixierungsmitteln nach entsprechender Dauer der Strychninwirkung. Während in gewissen Stadien nach erfolgter Abtötung die Präparate sich von den direkt nach Entnahme der Tiere aus dem Wasser, d. h. ohne Vorbehandlung hergestellten keineswegs unterschieden, fielen sie in anderen Fällen, ganz wie es die früheren Resultate erwarten ließen, sehr gut aus. Starke Vergrößerungen gaben dann immer den nötigen Aufschluß über Einzelheiten und bewiesen, daß man sich auch in auf den ersten Blick zweifelhaften Fällen nach Fixierung mit Sublimat ohne Vorbehandlung durch scheinbar gute Erhaltung der Carchesienkolonien etc. nicht darf täuschen lassen. Stets macht sich eine lähmende Wirkung des Strychnins im letzten Stadium geltend, bei Infusorien mit kontraktilem Elemente, bestehend in gut erhaltener Streckung der Stiele und Körper (Fig. 2—4).

Bei Stentoren lieferten alle Variierungen der Schwächungsversuche keine befriedigenden Resultate, wenigstens im Vergleiche mit Carchesien. Immerhin glückte es in einzelnen Fällen, günstigere Erfolge zu erzielen, nur St. vir. und Roes. versagten jeweils.

Auch für die Demonstrationszwecke, wozu lebende kontraktile Infusorien oder Kolonien gebraucht werden sollen, scheint eine 0,01 % Solution sehr geraten. Die Tiere werden bald ganz ruhig, strecken sich lang aus, das rasche Spiel der Körperwimpern, wie der Spiralen, welch letztere weit ausgestülpt werden, fällt sehr in die Augen. Dabei hat die Empfindlichkeit gegen mechanische Insulte sehr abgenommen, die Kolonie- oder Körperkontraktionen, an und für sich fast sistiert, werden durch mechanische Insulte gar nicht oder nur schwach herbeigeführt.

Während Stentoren, in genannte Lösung eingebracht, sofort verwendet werden können, ist für Carchesien eine ca. ½-stündige Vorbehandlung ratsam.

Zur Herstellung von Dauerpräparaten erwiesen sich als Optimum die in der Erklärung der Abbildungen aufgeführten Verhältnisse, sowie die Einzelheiten in folgender Tabelle S. 36.

Die am lebenden Tiere prächtig sichtbaren Trichocystenfäden der Paramecien zu konservieren, mißlang stets, wohl wegen der Zartheit der Gebilde.

Nachstehend einige Versuche im einzelnen.

Strychnin.

Datum No.	Name	Verfloss. Zeit	°/o	Kontraktile Vakuole		Wimper, Ortsbeweg.	Körpergestalt, Volum, Inneres	Allgemeine Bemerkungen
				Rhythmus	Gröſse, Gestalt			
3. III. 87	Amöbe (Hyalodiscus)	1 Minute	0,01			Sofort Kontraktion des Körpers, die anhält. Körnchen im Innern in tumultuarischer Bewegung, die bald erlischt. Absterben.		
6. IV. 87	„	1 M.	0,0001	ungeeignet		Ungemein rasche Bewegung, vielfält. Formveränderung.		
		15 M.			„	Pseudopod breit, lappig; durch unbekannte Ursache plötzliche Kontraktion; sofort wieder Zerflieſsen, reichhaltiger Formwechsel.		
		20 M.			„			
		35 M.			„	Trägeres Flieſsen der Pseudopodien und Körnchen, bald Kontraktion.		
		Zusatz frischen reinen Wassers.						
		45—50 M.			„	Hervortreten eines hellen peripherischen Saumes am kugeligen Körper, bald Hervortreten von Pseudopodien.		
		50 M.			„			
		60 M.			„			
		Wieder in Lösung 0,0001 gebracht.						
		1 St. 10 M.				Fortsätze breiter, langsame Körnchenströmung. Ermattung, Erlahmung der Bewegungen, hierauf Kontraktion, reichliche Vakuolisierung.		
		1 St. 20 M.						
5. VII 87	Stentor coer.	15 M.	0,005		„	Lebhaftes Strudeln der Wimpersp.	Dick, birnförmig, mit kurzem Stielende. Einige Exemplare verquollen.	
		30 M.			„			
		50 M.				Überlebender Rest: langsames Strudeln, wenige rascher. Groſse Vakuole im Stielende.		
		1 St.				Reichliche Vak. schreitet fort, Mehrzahl der Tiere kontrahiert und verquollen.		

Strychnin.

Datum	Name	Verfl. Zeit	%	Kontraktile Vakuole		Wimper, Ortsbeweg.	Körpergestalt, Volum, Inneres	Allgemeine Bemerkungen
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
Juli 88.	Paramecium aurelia		0,01	Normal v_1 5 5 5, v_2 5' 5' 5				
		1 M.		5 5 4, 5' 4' 4	Normal.	Rapide Ortsveränderung, beschleunigte Wimperbewegung.	Normal.	
		5—10 M.		5 4 4, 4' 4' 4	Dm. gewachsen.	Vorwärts- u. Rückwärtsschnellen, plötzliches Anhalten.	Gebläht.	Bald schwimmend, bald ruhend. Körper von Krümmungen erfafst.
		12 M.		3/3 oder gelähmt, v_2 sehr grofs, allem Anschein nach völlig in Diastole gelähmt.		Wimperbewegung rapid ohne Koordination.	Stark gebläht. Vakuolisierung.	Mehrzahl lahm am Boden, nur kleiner Rest im Besitz freiwilliger Bewegung, Rotation um Längsachse.
		17 M.		v_2 vorwiegend diastolisch, d = über 2 × normal, gelähmt. v_1 stark geschwächt, d = wenig über normal.			Starke Blähung des Hinterendes.	Ausstofsung starrer Gebilde, „Trichozystenfaden".
		18 M.				Die bisher beweglichen Reste nun auch lahm am Boden.		
		20—25 M.		Gelähmt.	Wie oben v_1 grofs.	Quellungserscheinungen, dann rasches Absterben derart, dafs gequollene Plasmakugeln an einer Stelle der Peripherie rapid strudelnde Wimpern tragen, deren Bewegung erst mit ihrer Auflösung erlischt. Der ganze Vorgang dauert 30 Sekunden.		

Strychnin.

Datum	Name	Verfloss. Zeit	°/₀	Kontraktile Vakuole		Wimper, Ortsbeweg.	Körpergestalt, Volum, Inneres	Allgemeine Bemerkungen
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
12. VI. 87.	Carchesium polyp. Norm: $\frac{9\ C.}{1\ M.}$: 18°	1—5 M.	0,01	$\frac{5}{1\ M.}, \frac{6}{1\ M.}, \frac{4}{1\ M.}, \frac{6}{1\ M.}$	Normal.	Heftige rapide Bewegungen der Wimpern, Zuckungen der Kolonie häufig.	Vakuolisierung. Lange Streckung der Körper.	
		20 M.		$A\frac{1}{20 S.}, \frac{3}{1\ M.}, B\frac{4}{1 M.}$	Gewachsen.	do.		
		30 M.			Bedeutend gewachsen.	do.	Stärkere Vakuolisierung.	Alle Einzelheiten sichtbar.
		35 M.		do.	do.	do.	Peristomrand weit vorgestülpt. Körper wie Schema im einzelnen sichtbar.	Seltene Stielkontraktion. Ruhe auffallend.
		1 St.		Vorwiegend $\frac{1\ C.}{1\ M.}$ oder Lähmung.	do.	Spirale teilweise stillstehend. Stiele starr ausgestreckt.	Ausgezeichnete Streckung.	Auf mechanische Insulte keine od. geringe Reaktion, nur Kontrakt. einzelner Individuen.
		2 St.		Völlige Lähmung.	Starke Vergr.	Starke Vakuolisierung, völlige Ruhe. Koloniekontraktion fehlend.	Angequollen. Fehlen deutlicher Linien. Im allgemeinen lange Streckung.	Teilweise kontraktile Stiele, mit kontraktilen abgestorbenen Tieren. Muskeln unversehrt. Rest der Stiele lang und starr ausgestreckt.

Strychnin.

Datum	Name	Verfloss. Zeit	°/₀	Kontraktile Vakuole		Wimper, Ortsbeweg.	Körpergestalt, Volum, Inneres	Allgemeine Bemerkungen
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
Juni 1888.	Vorticella. Normal: $\frac{8\ C.}{1\ M.}$	5 M.	0,01	$\frac{8—7\ C.}{1\ M.}$, B $\frac{7\ C.}{1\ M.}$		Alles übrige normal.		
		10 M.				Starke Beschleunigung d. Beweg. d. Wimpern.	Etwas vergröfs. Lange Ausstreckung.	
		15 M.		$\frac{5—6}{1\ M.}$, $\frac{5\ C.}{1\ M.}$	Gewachsen.	„ Koloniezuckungen.	Vestibulum aufgebläht.	Durch Aufblähung des Reservoirs neben kontraktil. Vakuole, zwejte derselben grofse.
		20—30 M.		A $\frac{2}{40S.}$, B $\frac{1}{40S.}$	„	Spirale in zuckender Bewegung, die sich auf d. Plasma überträgt u. dasselbe „rüttelt".	„	
		40—50 M.		A $\frac{1}{70S.}$, B $\frac{2}{120S.}$	„	Erlahmt.	„	Ab und zu ganz schwache Stielkontraktion.
		1 St.		Allgem. Lähmung	Starke Vergröfserung.	Ganze erlahmt. (abgebrochen.)	Beginn der Abrundung und Kontraktion.	Stiele teilweise kontrahiert.
Juni 1888.	„	5 M.	0,001	$\frac{5—6\ C.}{1\ M.}$	Normal.	Rapides Strudeln der Spirale.	Lange Ausstreckung d. Kolonie.	Körper teilweise kontrahiert hydropisch.
		10—20 M.		$\frac{5\ C.}{1\ M.}$, $\frac{5\ C.}{1\ M.}$, $\frac{5—6\ C.}{1\ M.}$, $\frac{3\ C.}{1\ M.}$	„	Gesteigert, bald rapid verlangsamt.	Lange Streckung.	Häufige Stielkontraktion, sonst nichts Abnormes.
		30—50 M.		$\frac{3}{1\ M.}$, $\frac{4}{1\ M.}$, $\frac{2}{1\ M.}$	Gewachsen.	„	„	„
		1 St.		„	„	„	„	„
		1 St.—1½ St.		$\frac{2\ C.}{1\ M.}$, $\frac{2}{1\ M.}$, $\frac{2}{1\ M.}$, 3	Stark gewachsen.	Langsam, Spirale als Saum erscheinend.	Zwei Vakuolen von gleicher Gröfse, eine kontraktile Vakuole, die andere aufgebläh-	Bald Abrundung der Körper und Stielkontraktion.

Datum	Name	Dauer der Vorbehandlung	Fixierungsmittel	Körpergestalt	Wimperspirale	Peristomgegend	Stiele	Allgemeine Bemerkungen
29. V. 88.	Stentor Roes.	0,01 % 15 M.	Konzentrierte Subl.-Lösung.	Keine annehmbaren Resultate, obwohl zuvor nach dem Aussehen der Tiere solche zu erwarten waren.				
1. V. 88.	Stentor polym.	„	„	Etwas besser, doch immer noch kein annehmbares Ergebnis.				
5. I. 88.	Carchesium polyp.	0,01 % 1 St. Fig. 2. 3.	2 % Osmiumsäure.	Gleichseitig. Dreieck, an einer Spitze Stiel inseriert. Im Innern Vakuolisierung.	Als kontinuierliche Membran nicht zu erkennen, auf d. optisch. Querschnitt rechts u. links ein Wimperschopf.	Nur selten deutlich erhalten, meist nur Andeutung eines Peristomwulstes, oft derselbe ganz fehlend.	In mehr oder minder steilen Spiralen aufgerollt, nie völlig kontrahiert, so daß Windung auf Windung liege.	Bisweilen Ansatz des Stieles, d. h. der Ursprung des Stielmuskels aus dem des Körpers sichtbar. Teilweise geben Flüssigkeitsansammlungen d. Vestibulum etc. wieder.
29. V. 88.	„	0,01 % ½ St.	Konzentrierte Subl.-Lösung.	Rundlich.	Völlig eingezogen.	Verschwunden.	Vorwiegend kontrahiert.	
„	„	1 St.	„	Im großen und ganzen wie oben (5. I. 88.)				
„	„	2 St.	„	Resultat ungünstig, obwohl vor der Fixierung völlige Lähmung obzuwalten schien und Körper wie Muskel prächtige Streckung und Entfaltung darboten.				
„	„	0,08 % 1 St. 2 St.	„	do.		do.		do.
		0,007 — 0,005 je 1 St.	„	Noch vor der Abtötung hochgradige Empfänglichkeit für alle Reize, daher Resultat schlecht.				
		je 2 St.	„	Teilweise wie 0,01 % 1 Stunde.				
		0,003 % 5 St. Fig. 4.	„	Optimum vgl. Fig. 4. Lange Streckung.	Deutliche Wiedergabe, exoraler Teil vom endoralen gut abgehoben.	Gut ausgeprägt.	Ganz wenig kontrahiert, Ansatz der Muskeln, Verlauf etc. deutlich sichtbar.	Flüssigkeitsansammlungen geben teilweise den Mundapparat wie im Schema wieder; Vertibulum, Reservoir, Oesophagus teilweise ganz deutlich.

2. Antipyrin.

Dieses zweite, unseres Wissens noch nie geprüfte Alkaloid weicht in wesentlichen Punkten, was seine Wirkung betrifft, von Strychnin ab.

Schon ein oberflächlicher Blick auf die angefügten Tabellen genügt, um zu sehen, daß durchweg stärkere Lösungen im Gebrauch waren als oben. Trotzdem fehlten die früher gefundenen Symptome gänzlich, oder es mangelte ihre Stärke. Durch alle Versuche also zieht sich eine konstante Erscheinung:

1) Antipyrin wirkt weniger ungestüm als Strychnin, auch um das Zehnfache stärkere Prozentsätze mußten weit längere Zeit wirken als dieselben des Strychnins, um typische Anzeichen sichtbar werden zu lassen, und dann fielen dieselben nie so prägnant aus. Eine Folge hiervon ist die, daß sich über die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Infusoriengruppen Genaueres nicht eruieren ließ. Nur individuelle Schwankungen waren auch hier konstant. Den Untersuchungen im Speziellen that sodann ein weiterer Umstand in unliebsamer Weise Einhalt: es löst sich Antipyrin in Wasser völlig nur im Verhältnis 0,1 : 100. Mit dieser stärkstmöglichen Konzentration ließ sich im Laufe von ca. 1 Stunde Folgendes finden:

Während direkt nach Beginn der Behandlung sich nichts Außergewöhnliches zeigte, traten nach 10—15 Minuten Beschleunigungszustände ein. Die Bewegungen des Wimperkleides wurden lebhafter, die Tiere schwammen mit mehr Lebhaftigkeit umher. Erst später (ca. 30. Minute) wurde das Strudeln der Cilien sehr rasch, wo Borsten sich fanden, schlugen dieselben unausgesetzt in höchst unnatürlicher Weise im Wasser hin und her.

Zwischen der 40. und 60. Minute änderte sich die Art und Weise der Fortbewegung; die Infusorien hielten die einmal eingeschlagene Richtung nur kurze Zeit ein, jagten dann zurück, bald wieder vorwärts, rechts und links hin. Drehungen indessen fehlten noch. Bald wurde das Rückwärtsschwimmen allgemein, überhaupt war ein Moment höchster Erregung zu konstatieren. Schnell aber trat Rückgang ein, die Individuen kreisten im Ringe umher, immer noch mit dem Hinterende voran. Der Durchmesser der Bahn verkleinerte sich mehr und mehr, während die Geschwindigkeit

der Bewegung wuchs. Schließlich war nur mehr Drehung um einen Punkt, also eine Dorsoventral-Achse, zu sehen. Nun traten aus dem Munde ganze Plasmaballen aus. Die kontraktilen Vakuolen verharrten unterdessen mit sonst nie beobachteter Konstanz auf ihrem normalen Rhythmus; ja im Moment höchster Steigerung wuchs ihre Frequenz ein wenig, kehrte aber bald wieder zur Norm zurück, um dieselbe nicht mehr zu verlassen.

Tritt nun bezeichnete Rotation ein, dann verschwindet plötzlich die kontraktile Vakuole (Hypotricha), statt ihrer tritt Streifung parallel zur Längsrichtung des Zellleibs auf; sie rührt von Flüssigkeitsansammlungen her. Der Körper verliert nun rasch seine Gestalt, bläht sich auf und wird in der Form verunstaltet. Die austretenden Buckel haben einige Ähnlichkeit mit den Pseudopodien der Lobosen. Erst schiebt sich ein ganz heller Ausläufer vor, in den körniges Plasma langsam gedrängt wird. Verquellung, in den entsprechenden Fällen an der Spitze der Borsten beginnend, führt das Ableben der Tiere unter Platzen des Körpers herbei. Auch hier setzen die Wimpern in verschiedenen Fällen ihre rapide Thätigkeit fort, bis sie selbst verquellen.

Die genannte Erregung hatte einen weit höheren Grad erreicht, als dies nach Strychninbehandlung der Fall war.

Hieraus folgt:

2) Antipyrin erzeugt im Infusorienkörper langsam, aber schließlich doch sehr energische Steigerung der Lebensäußerungen. Auch die kontraktile Vakuole wird davon ergriffen, ja späterhin niemals diastolisch gelähmt. Ihr Verschwinden erfolgt, wo es auftritt, nach vorhergegangener Systole.

3) Nur die stärksten Mischungen haben alle Symptome im Gefolge; in schwächern (von 0,01 $\frac{0}{0}$ an) leben manche Infusorien 24 Stunden und länger.

4) Auffallend ist alsdann die reichliche Vakuolisierung des ganzen Körpers (Paramecium) bis zu dem Grade, daß größere odere kleinere Bläschen die ganze Zelle prall anfüllen.

Das bei Stentoren und Vorticellen, insbesondere bei Carchesien auftretende Stillstehen der Wimperspirale ist nicht als Paralyse der Plasmateile anzusehen, denn mit einem Male beginnt auch nach längerer Zeit wieder die „rapide“ Strudelbewegung; scheint sie aber späterhin ganz erloschen, so beweisen Fixierungsversuche, daß das Plasma nur wenig oder gar nicht beeinflußt war. Die

Körperform bleibt im Gegensatz zu den Erfolgen nach Strychninbehandlung stets nur dürftig erhalten, auffallend ist ferner die Verkürzung des Längsdurchmessers vom Stielende nach der Peristomgegend. Letztere kann bisweilen, wie die Spirale, etwas sichtbar sein, der ganze Körper aber scheint in angegebener Richtung, nicht kontrahiert, wohl eigentümlich zusammengedrückt.

Gegen alles Erwarten zeigten die Stiele bezw. deren Muskeln einen so hohen Grad der Streckung trotz Anwendung mehr reizender Fixierungsmittel, daß hier ein lähmender Einfluß nicht geleugnet werden kann.

Für Stentoren blieben die Abtötungsversuche allgemein gleich Null; auch Spirostomum ambiguum kontrahierte sich völlig, fast zum Ellipsoid, Körpermuskeln scheinen demnach durch Antipyrin in andrer Weise beeinflußt zu werden als die kontraktilen Elemente der Stiele.

Umstehend einige Versuche.

Antipyrin.

Datum	Name	Zeit	%	Kontraktile Vakuole		Wimperbeweg.	Körpergestalt etc.	Allgem. Bemerkungen.
				Rhythmus	Größe			
30. XII. 1887	Oxytricha. Rh. normal: 5, 5, 5, 5.	1—5 M.	0,1 % bei 19° C.	NichtsAbnormes				
		10—15 M.		(4—5), 5, 4, 5, 5				
		20—30 M.		„ „	Normal	Beschleunigt		Borsten ruhig
		30—40 M.		5, 5		Sehr rasch		
		50—60 M.		„ „	„	Rapides Strudeln		Umherjagen, hin, zurück, seitlich. Schlagen mit den Borsten
		1St.–1St.10M.		Vak. verschwunden, nach Vollbringung einer Systole an ihrer Stelle Längsstreifung durch Flüssigkeit		Ungemein rapid	Kreisbewegung StarkeAuftreibung	Ausspeien von Plasma, bald Bildung von Buckeln.
2. I. 1888	„	1 St. 20 M.	0,05 %	5, 5 5, 5	Normal	„	UnförmlicheMasse die rotiert bis zum Verquellen	
		1—30 M.–1 St.		NichtsAbnormes				
		1St.–1St.20M.		5, 5, 6	„	Vorübergehend rapid		Auch die Wimperspirale in äußerst lebhafter Bewegung.
		1 St. 30 M.		5, 5, (4—5), 5, 4	„	„		
		2 St.		„	„	„	Leichte Blähung	Umherjagen.
		6 St.		„	„	Ganz normal	Normal	
		24 St.		Kontr. Vak. oft schwer, oft gar nicht aufzufinden. Wo sichtbar, normal		„	Gestalt plump. Im Innern sehr reichliche Vakuolisierung.	

3. Cocain.

Auch über die Wirkung dieser Substanz auf Infusorien wie Protozoen überhaupt ließen sich in der ganzen Litteratur Angaben nicht finden.

O. und R. Hertwig (8a) zogen zwar dieses Agens in den Kreis ihres Experimentierens. Infolge wenig vielfältiger Reaktion der Eizelle aber sind die Resultate mit den unserigen wohl in bezug auf das Endergebnis, nicht aber die einzelnen Stadien, wie dies für Strychnin zutraf, übereinstimmend.

Betrachten wir zunächst das Verhalten der einzelnen Protozoengruppen.

Von Rhizopoden ertrugen Amöben (Hyalodiscus) (18) eine Lösung von 0,01 % unter Erhaltung ihrer Bewegungsfähigkeit nur 5—10 Minuten. Sie kontrahierten sich sodann zur Kugel, starke Vakuolisierung wurde sichtbar. Für 0,001 % ergab sich ähnliches Verhalten, die Bewegung erlosch nach 30—40 Minuten.

Infusorien sind weniger empfänglich. Paramecien starben in 0,05 % L. nach 2 Stunden, lebten dagegen in 0,01 % L. nach dieser Zeit noch weiter, der großen Mehrzahl nach wenigstens.

Stentoren zeigten für „0,5 % L. : 15 Minuten" eingetretene Kontraktion und Beginn des Aufquellens. Sie lebten dagegen in 0,05 % L. noch nach einer Stunde. Zerfall trat ein in 0,01 % L. nach ca. 1½-stündiger Behandlung. Für 0,005 % L. fehlten dagegen Anzeichen merklicher Beeinflussung noch nach 8—10 Stunden; sie traten erst nach 12 Stunden ein. Letzteres war der Fall für 0,0001 % L. nach 15—20 Stunden. Stentor Roes. indessen reagierte etwas früher.

Weit empfindlicher sind die Hypotrichen (Oxytricha, Euplotes).

In 0,1 % L. trat Zerfall ein nach 10 Minuten (Stylonychia).
„ 0,05 % L. „ „ „ „ ca. 40 Minuten.

In 0,005 % L. fand nach 2 Stunden noch Bewegung statt, allgemeine Verquellung ließ sich konstatieren nach ca. 15 Stunden.

Fassen wir dieses zusammen:

1) Cocain wirkt auf Rhizopoden stärker ein als auf Infusorien, doch läßt sich irgend ein Zusammenhang zwischen Stellung im System und Widerstandsfähigkeit letzterer nicht finden. Carchesien allein werden, wie durch andere Agentien, so auch dieses am wenigsten stark beeinflußt.

2) Im Gegensatz zur Strychninwirkung ist jedes erzielte Resultat ein Produkt, gebildet aus Energie (d. h. relativer Stärke der Lösung) und Zeitdauer. Bei Erhöhung eines der beiden Faktoren bleibt das Resultat konstant, wenn der andere in entsprechendem Maße verringert wird.

Dieses Gesetz hat Geltung noch für 0,005 % Mischungen.

3) Unter Fortfall des stürmischen Eingriffes, wie ihn Srychnin zeigte, charakterisiert sich jede Cocainbehandlung folgender Art:

Zuerst tritt ein kurzes Stadium ganz schwacher Erregung ein; ausgeschlossen bleibt die kontraktile Vakuole.

Es folgt sodann ein rasch um sich greifender Zustand andauernder tiefgreifender Lähmung, bei starker Vakuolisierung und Blähung des Zellleibes, der immer mehr und mehr zunimmt. Nach Einstellung aller und jeder Bewegungsäußerung, sowohl der Zelle als Gesamtheit, wie der einzelnen Teile, treten Quellungen auf, es löst sich der Zellkern auf (Stentor), das Ganze zerfällt. Der kontraktile Apparat, gleich von Anbeginn in seiner Funktion beeinträchtigt, wird sehr bald ungemein vergrößert und steht hierauf diastolisch still.

Was das Erregungsstadium betrifft, so nimmt dasselbe nie solche Dimension an, wie wir es in den früheren Kapiteln sahen. Es wurde dasselbe daher in den Tabellen als „rasche Bewegung“, „schnelles Strudeln“ bezeichnet im Gegensatz zum „rapiden“. Dieses fand sich nur ganz vereinzelt für kurze Augenblicke.

Der Zustand der Lähmung ließ sich aus dem Verhalten der Wimperspiralen stets deutlich erkennen. Momentaner Stillstand derselben ist zwar auch sonst für Stentoren nichts Fremdes, indessen mit dem hier Gesehenen nicht zu verwechseln, wo minutenlang bei völliger Ruhe jede einzelne Wimper sichtbar blieb. Oft „flottierten“ nur die Spitzen, der basale Teil hingegen erschien als kontinuierlicher Saum (Carchesium, Stentor).

Für eine hochgradige Plasmalähmung sprach sodann in gewissen Fällen die Beschaffenheit der Flüssigkeitsansammlungen (Fig. 5). Nicht selten riß bei Anwesenheit zweier pulsierender Blasen der die beiden trennende Raum entzwei, eine lange Spalte zog sich hindurch, prall mit feuchten Medien angefüllt. Aus dem deutlichen Hervortreten einer, den ganzen Binnenraum begrenzenden Plasmalinie ging hervor, daß es an Versuchen, eine Kontraktion herbeizuführen, nicht fehlte. Die Entleerung gelang auch meist nach 5—10 Minuten, worauf zunächst nur zwei kontraktile Vakuolen erschienen, bald aber ein neuer Durchbruch erfolgte.

Selbstverständlich ertrug das Infusor solch tiefgehende Abänderungen der Atmung nicht lange. Auch Aussackungen wurden gebildet, in die sich die im Körper überschüssige Flüssigkeit drängte (Fig. 6).

Wie nach Strychninwirkung wurden auch hier Trichocystenfäden sichtbar.

Erwähnung verdienen die krampfartigen Kontraktionen des Körpers, wie Stentoren solche aufwiesen. Niemals führten sie eine Entleerung der weit dilatierten Blase nebst Zuführungskanal herbei, es trat dieselbe vielmehr später jeweils, wenn auch sehr langsam, so doch selbständig ein. Man wird kaum fehlgehen, diese Erscheinung auf direkte Muskelreizung, sei es infolge der unnatürlichen Blähung und Zerrung der äußeren Schicht oder unmittelbaren Einwirkung des Cocains zurückzuführen.

Nachdem für Cocaineinflüsse auf sehr frühen Stadien schon ein Zustand weitgehender Lähmung feststand, konnte von einer Fixierung auch ein ganz günstiges Ergebnis erwartet werden. Dies bestätigte sich denn auch im vollsten Maße und hiermit unsere ganze Auffassung.

Sogar Stentoren gaben bei entsprechender Behandlung ganz annehmbare Präparate, wie sie auf andere Weise überhaupt nicht herzustellen sind. Flüssigkeiten alterierten zwar bisweilen die mikroskopische Struktur des Plasmas etwas. Während, wie allerorts, Vorticella unverwendbar erschien, eignete sich Carchesium ausgezeichnet zur Fertigung entsprechender Dauerpräparate (Fig. 7).

Der Körper erschien gegen Strychninanwendung noch viel mehr langgestreckt, nur die Peristomgegend und Wimperspirale zeigten nicht immer dieselbe gute Entfaltung. Die Stiele waren im allgemeinen mehr kontrahiert, es fanden sich aber auch ganz steile Spiralen, die von einer völligen Streckung sich nur wenig unterschieden. Das Innere des Zellkörpers füllten einige Vakuolen aus, von denen sich die „kontraktile" durch ihre Größe abhob. Vestibulum und die an dasselbe grenzenden Apparate fanden sich nur selten von Flüssigkeit erfüllt und daher nicht sichtbar. Strychnin hatte in bezug hierauf bessere Dienste geleistet.

Leichte Quellungen hatten ab und zu kaum sichtbare Köpfung der Wimpern herbeigeführt.

Beifolgend in den Tabellen einige Einzelheiten.

Datum	Name	°/₀	Zeit	Kontraktile Vakuole		Wimper-, Ortsbewegung	Körpergestalt, Volumen	Allgemeine Bemerkungen.
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
Juli 1887	Stentor viridis.	0,08°/₀	10. M.	Hier ungeeignet! Erst nach Eintritt der Ruhe:		Beide sehr lebhaft.	Lange Streckung mit langem, dünnem Stielende.	
			35. M.			Vorwiegende Verlangsamung oder Ruhe.	Starke Blähung.	Stielende lang erhalten.
	Norm $\frac{4\ C.}{1\ M.}$		50. M.	$\frac{2\ C.}{5\ M.}, \frac{2\ C.}{5\ M.}$	Gewachsen.	Ruhig auf einer Stelle. Wimperspir. in träger Beweg.	Ung. starke Blähung, so dafs die Mundöffnung als „Loch" in einer grofsen hohlen Tonne erscheint; an deren Wandung zieht sich reifartig der Kern hin.	Lange Form in kurzgestielte übergegangen, mit dickem, plumpem Vorderende.
			1 St.	$\frac{1-2\ C.}{5\ M.}, \frac{2\ C.}{5\ M.}$	?	Wimperspir. gelähmt, flottiert nur noch.	Grofse Flüssigkeitsansammlungen.	Körper dick u. plump, mehr rundlich ohne Stielende. Peristomgegend weit nach vorn gewölbt; infolge der starken Blähung der spiralige Trichter des Mundes in einer Ebene gelegen.
					1 St. 10 M. abgebrochen.			
Mai 1887	Oxytricha. Norm $\frac{3-4\ C.}{1\ M.}$	0,1°/₀	2 M.	v_1 ? 3 2 s v_2 2 neben 0 4 s v_3 2 3 ? s	Alle drei kont. Vakuol. rasch gröfser geworden.	Ruhiges Umherschwimmen, nichts Abnormes.		
	NB. in Teilung begr. Individuen, teilw. mit 3 Vak.		5 M.	v_1 1 v_2 1 v_3 0	Gröfse stark gewachsen.	Ruhe, Wimperbew. verlangsamt.		
			7 M.	Seit 2 M. Keine Systole mehr.	"	Ruhe.	Plötzlich unter Verquellung rascher Zerfall.	

Cocain.

Datum	Name	%	Zeit	Kontraktile Vakuole		Wimper-, Ortsbewegung.	Körpergestalt, Volumen	Allgemeine Bemerkungen.
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
Juli 1887	Oxytricha. 2 Vak., jede: $\frac{5\ C.}{1\ M.}$ Norm.	0,05%	5 M.	v_1 $\frac{1\ C.}{5\ M.}$ v_2 ø	Grofs geworden, Diast. lang dauernd.	Langsames Schwimmen, Wimper in rascher Bew.		Zwischen v_1 u. v_2 eine Spalte voller Flüssigkeit.
			10 M.	v_1 1, v_2 1 samt Spalte		Zuckung der Borsten, keine Ortsveränderung.		Spalte, die 5 M. bestand, wobei oft Anstalten zur Kontr. gemacht wurden, nun entleert.
			20 M.	Wieder zwei k. Vak.	Sehr grofs.			
			25 M.	v_1 1 v_2 ø	v_2 eckig, dann oval.	Tiere ruhig auf einer Stelle.		
			40 M.	v_1 0, v_2 0 seit 5 M.	Sehr grofs.	„	Gestaltveränderung, Auswölbung grosser Buckel.	Bei starker Vakuolisierung Austritt von Plasma aus dem Körper, dann rasches Verquellen.

Fixierung mit 2% Osmiumsäure.

Resultat: Körper: oval bis länglich mit scharfen Bewegungslinien. Ab und zu Reservoir etc. sichtbar.
Peristomgegend: teilweise erhalten. Wulst sitzt als kleinerer Ring auf gröfserer Glocke, wodurch Konvergenz der Begrenzungslinien des opt. Durchschnittes.

Fig. 7.
Wimperspirale: Mehrzahl eingezogen, rechts und links auf Durchschnitt Wimperschopf.
Stiele: Unterer Ansatz kontrahiert, sonst steile Windungen.

		Behandlung		Abtötung	Resultat:
Juni 1887	Stentor coeruleus.			2% Osmiumsäure	
		0,1%	10 M.	„	Teilweise gut
		„	15 M.	„	Gut. Nur Blähung stark. Indes dickeres Vorderende, kurzer feiner Stiel zu unterscheiden.
		„	20 M.	„	Weniger gut.
		„	30 M.	„	Zu stark angegriffen.
		0,05%	20 M.	„	Gut, wie zuvor: vorn dickeres Kopfende, hinten lange feine Spitze.
		„	25 M.	„	Im wesentlichen ebenso gut.

...quellen.

Cocain.

Fixierungs-Versuche.

Datum	Name	°/₀	Zeit	Kontraktile Vakuole		Wimperbewegung der ador. Spirale	Körpergestalt, Volumen	Allgemeine Bemerkungen.
				Rhythmus	Gröfse, Gestalt			
25. I. 1887	Carchesium polyp.	0,1°/₀	4 M.	$\frac{6\ C.}{1\ M.}, \frac{8\ C.}{1\ M.}, \frac{6\ C.}{1\ M.}$	Nicht abnorm.			Wimperspirale eingezogen, heftige Koloniekontraktion.
	Norm: $\frac{8—9\ C.}{1\ M.}$		10 M.	$\frac{4—ø\ K}{1\ M.}$	Gewachsen.	Teilweise beschl., aber nie rapid, daneben träges Strudeln.	Lange Streckung, leichte Blähung.	Koloniekontraktion bisweilen.
			20 M	?	„	„	Rundung, etwas gebläht.	
			30 M.	$\frac{ø\ C.}{30\ S.}$	Sehr grofs.	Äufserer Teil eingezogen, innerer strudelt rasch.		Stiele direkt unter Ansatzstelle aufgerollt, im übrigen steile Windungen zeigend.
			50 M.	Lähmung teilweise.	„	Beide Teile ausgestülpt, nur flottierend.	Lang gestreckt.	Koloniekontraktion selten.
26. I. 1887	Carchesium polyp.	0,1°/₀	1 St. | 1 St. 10 M.	Lähmung teilweise,	Grofs, oft durch Aufbl. d. Reservoirs, daneben 2. Vak, die sich nicht kontrahiert.	Sehr gut im einzelnen sichtbar.	Lang ausgestreckt, bisweilen etwas mehr rundlich.	Bisweilen das aufgeblähte Vestibulum sichtbar.

Übersicht der Alkaloidwirkung.

Aus den voranstehenden Einzelbetrachtungen ergiebt sich:

1) Unter den untersuchten Alkaloiden wirkt Strychnin am heftigsten. In seiner Beeinflussung lassen sich zwei Stadien unterscheiden, ein erstes der Beschleunigung, ein zweites der Lähmung.

2) Weniger stürmisch ist die Wirkung des Cocains. Die Periode der Lähmung ist ausgedehnter auf Kosten des Erregungsstadiums.

3) Im schroffen Gegensatz hierzu steht das Antipyrin. Hier wird das Stadium der Steigerung aller Lebensäußerungen bis zum Maximum erhöht. Es wird somit das zweite sich sonst einstellende weit hinausgedrängt oder abgeschwächt. Vom Stielmuskel abgesehen, kann es sogar gänzlich fehlen.

Bei Strychnin- und Cocainbehandlung erleidet die kontraktile Vakuole eine sofortige Beeinträchtigung in ihrer Funktion, worauf mehr oder minder rasch Lähmung in Diastole sich einstellte.

Durch Antipyrin hingegen wird dieser Apparat anfänglich gar nicht angegriffen, in seiner Funktion höchstens ein wenig gesteigert. Paralyse fehlt völlig; in einzelnen Fällen verschwindet die pulsierende Vakuole systolisch ganz aus der Zelle.

Es wird demnach die Wirkung dieser Stoffe auf den Organismus anders erklärt werden müssen, als dies geschah. Ausgehend von der Thatsache, daß bei Sauerstoffmangel die kontraktile Vakuole in ihrem Rhythmus verlangsamt und schließlich diastolisch unter starker Vergrößerung des Volumens gelähmt wird, war man geneigt (5), auf diese Vorgänge zurückgreifend, die Hypothese aufzustellen, als mache sich die Wirkung der Alkaloide geltend in einer Herabsetzung der Oxydationsvorgänge im Innern der Zellen, deren Steigerung schließlich das Ableben der Organismen nach sich ziehe.

Wäre diese Annahme nun richtig, so müßte auch das Antipyrin gleich seinen Verwandten Vakuolenlähmung herbeiführen, was aber, wie wir sahen, nicht zutrifft. Da nun unsererseits das plötzliche Verschwinden der pulsierenden Blase sonst niemals beobachtet wurde, es fernerhin für peritriche Infusorien als konstant nicht nachgewiesen werden konnte, wäre es verfrüht, hierauf jetzt schon neue Vermutungen stützen zu wollen. Es mag daher vorerst dieser Hinweis genügen.

Anderweitig (5) ist zwar von ähnlichen Erscheinungen die Rede; sie konnten aber nicht nachgeprüft werden, da die dort

verwendeten Stoffe uns zu fern lagen. Auch war nur von einem „Kleinerwerden“, nie Verschwinden fraglichen Gebildes die Rede; diese Angaben nun ohne weiteres hier zu verwerten, verbot im Hinblick auf andere Erfahrungen die Vorsicht, eine genaue Kritik und Vergleich hätte aber für uns zu weit geführt.

B. Aromatische Verbindungen.

4. Antifebrin.

Auch über dieses Agens fehlten bisher Angaben betreffs seines Einflusses auf einzellige Organismen.

Die gemachten Versuche nun sprachen alle einstimmig für eine sanftere, wenn auch deshalb nicht weniger energische Wirkung dieser Substanz. Typische Symptome traten deshalb nicht so auffallend auf wie bei anderen Versuchen, fehlten indessen keineswegs. Es ergab sich:

1) Auf Antifebrinbehandlung reagieren die einzelnen Infusoriengruppen gänzlich abweichend; auch die Widerstandsfähigkeit ist eine verschiedene und läßt sich mit der höheren oder niederen Organisation in keinen Zusammenhang bringen, sowenig als mit der Fixation im Gegensatz zur freien Bewegung.

Individuelle Schwankungen traten auch hier auf; als möglichst starke Lösung war im Gebrauch 0,1% Mischung.

2) Die Symptome sind zunächst eine mäßige Herabsetzung der Kontraktionsfrequenz der Vakuolen im ersten Stadium.

Das Weitere ändert sich nach dem Grade der Resistenzfähigkeit. Ist dieselbe groß, wie bei Paramecium, Glaucoma etc., vielleicht der Mehrzahl der Holotricha, so folgt auf beschriebenen Zustand allmähliche Erholung, es kehrt der normale Rhythmus wieder. Bei geringerer Resistenz (Hypotricha) tritt Ableben unter fast völliger Aufhebung der Funktion in Rede stehenden Apparates ein. Wirklich diastolische Lähmung zeigt sich erst im Momente der Verquellung, ohne daß aber der Durchmesser des Gebildes sich stark vergrößert.

Eine Beschleunigung der Wimperbewegung für Momente findet sich ebenso bedeutend wie die durch gewisse Alkaloide veranlaßte jedoch nur an den Cilien der Wimperscheibe der Peritrichen Hier stellen sich auch sonst Abweichungen ein. Sofort nach Be-

ginn der Behandlung zucken die Kolonieen (Carchesium) mehrmals heftig zusammen. Hat sich hierauf Stiel und Körper wieder ausgestreckt, so bleiben die Wimperspiralen noch länger völlig eingezogen. Sie entfalten sich sodann, um rasch zu strudeln, stehen aber sehr frühe still, um nunmehr nur noch ein momentanes Aufleben zu zeigen. — Die normalerweise häufigen langsamen Kontraktionen der Kolonieen „in toto" wurden währenddem immer seltener und erstrecken sich nun nur auf einzelne Zweige oder gar Individuen. — Auch Stentoren machten diese Stadien, soweit sie auf sie Bezug haben, durch. Es ist also

3) das Endresultat der Antifebrinwirkung eine mehr oder minder weitgehende Plasmalähmung.

Für schwächere Lösungen und lange Zeitdauer traten Blähungen und reichliche Vakuolisierung auf.

Ob die bei Carchesium gesehene rapide Einziehung der Wimperspiralen als Tetanus der betreffenden Muskelgruppen aufzufassen ist, darüber konnte ein Aufschluß mit Sicherheit nicht gefunden werden. Überhaupt bleibt es sehr fraglich, ob eine solche Lokalisierung von Reizen bei diesen niederen Tieren angenommen werden darf. Körper wie Stiele behielten ja ihre, wenn auch herabgesetzte, Beweglichkeit.

Daß übrigens die durch Antifebrin herbeigeführten Lähmungszustände nicht weitgehende sind, dafür sprechen die Abtötungsversuche. — Die Wahl der Fixierungsmittel blieb für den Erfolg ganz gleichgültig.

Hervorzuheben ist, daß einzig Spirostomum ambiguum, nach einem Einfluß 0,001 $\frac{0}{0}$ Lösung während 18 Stunden, ausnehmend gut erhalten blieb (Fix. d. Sublimatlösung). Der Längsdurchmesser war nur wenig verkürzt, sonst alle Einzelheiten, selbst die kontraktile Vakuole mit Zuführungsgang deutlich sichtbar. Es verdient dieses Ergebnis deshalb Erwähnung, als es im Rahmen von Parallelversuchen mit allen Agentien das einzig befriedigende blieb.

Inwieweit indessen auch Antifebrin zu technischen Zwecken gut verwertbar ist, soll später gezeigt werden.

Als Belege mögen folgende Versuche dienen.

Antifebrin.

Datum	Name	°/₀	Zeit	Kontrakt. Vak.		Wimperflimmerung, Ortsbewegung	Körper, Volum etc. Inneres	Allg. Bemerkungen.
				Rhythmus	Gestalt			
Juni 1888	Glaucoma (4—5), 5, 5 normal	0,05 %	Nach 15 M.	4, 4, 4	Normal.	Alles ganz völlig normal.		
			30 M.	4, 4, 4, 3	„			
			40 M.	do.	„	Wimpernstrudeln rasch. Ortsbewegung normal.	Etwas Blähung.	Am Hinterende einige Trichocystenfäden; sie überragen die Wimpern, fallen durch Starrheit auf.
			1 St.	A $\frac{2\text{-}3\ C.}{1\ M.}$, B 2, 2	Neben d. kontr. Vakuole eine zweite ruhende	Ortsbeweg. lebhaft. Wenige Fälle von Stehen od. unbeholfenem Schwimmen.	Blähung.	Hinterende höher stehend als das vordere, auch etwas mehr Blähung in jener Region.
			2 St.	A 3, B 4, C 5	Durchmesser um ½ d gewachsen.	„Stehen" am Boden. Unbeholfenes Schwimmen.		
			3 St	Wieder völlig normale Verhältnisse.				
				Abgebrochen.				
„	Carchesium polypinum $\frac{8\ C}{1\ M.}$, 20° C.	0,1 %	5 M.	$\frac{5\text{—}6}{1\ M.}$	Normal.	Wimperspirale überall eingezogen, häufige Koloniekontraktion.		
			10 M.			Wimperspirale überall ausgestülpt, Körper lang gestreckt, selten „rapides" Strudeln der Spirale.		

Antifebrin.

Datum	Name	%	Zeit	Kontrakt. Vak.		Wimperbewegung, Ortsbewegung	Körper, Volum etc. Inneres	Allg. Bemerkungen.
				Rhythmus	Gestalt			
Juni 1888	Carchesium polypirum $\frac{3\ C.}{1\ M.}$, 20° C.	0,1 %	Nach 20—30 M.	$\frac{3\ C.}{1\ M.}$, $\frac{3\ C.}{1\ M.}$		Allerorts „rapides" Strudeln, wodurch die Tiere auf den Stielen hin und her pendeln.	Gestalt länglich	Einige Exemplare bei rascher Stielkontraktion abgerissen. Stiele meist lang ausgestreckt.
			30—40 M.			Rap. Str. auf einzelne Tiere beschränkt, „Pendeln" auf Stiele übergegangen.	Abwechselnd mit völliger Ruhe an d. Spirale „peitschendes" Strudeln von kurzer Dauer.	
			1 St.	„	Wenig größer.			
			1 St.—1 St. 20 M.	$\frac{2-3\ C.}{1\ M.}$ neb. $\frac{2\ C.}{1\ M.}$	Schnelles Anwachsen nach der Systole.	Wimpern der Spirale werden langsam eingezogen		
			1 St. 30 M.	$\frac{2-1\ C.}{1\ M.}$ neben $\frac{1\ C,\ 0\ C.}{2\ M.}$		Träges Strudeln.	Lange Glockenform. Wenn freiwill. Kontraktion vorhanden, nie völlige Rundung des Körpers.	
			2 St.	$\frac{1-2\ C.}{1\ M.}$ Max.	Wenig vergrößert.	„	Körperform etwas verkürzt, Vakuolisierung. Koloniekontraktion selten.	
			2 St. 20 M.	„	„	Unter langsamem Einziehen der Spirale Kontraktion des Körpers, Aufrollen der Stiele.		

C. Alkohole.

5. Chloralhydrat.

Dieses Agens wurde insofern etwas stiefmütterlich behandelt, als es zuletzt und zu einer Zeit geprüft ward, in der geeignetes Material an Protozoen sich nur spärlich vorfand. An Stelle des bequem zu beobachtenden Carchesium trat die zarte und kleinere Vorticella, auch diese nur in geringer Zahl vorhanden. Indessen gab Paramecium auch hier die ersten Anhaltspunkte, Carchesium war gelegentlich der Orientierungsversuche im ganzen schon fixiert worden, ein Ausfall in dieser Hinsicht ist also nicht zu beklagen.

Die Zahl der Experimente indessen ist eine weit geringere als die mit anderen Stoffen, so viel aber ließ sich sofort erkennen, daß die Wirkung des Chloralhydrat auf die einzelnen Protozoengruppen eine völlig ungleiche ist.

Amöben ertrugen 0,1 % Lösungen über ½ Stunde, trotzdem sie zuvor seit 1½ Stunden mit schwächeren Mischungen der Reihe nach behandelt waren. Es schien sogar, als ob die stärkere Konzentration erregend wirkte.

Paramecium lebte in derselben Mischung 1½ Stunden, wobei sich allerdings pathologische Anzeichen einstellten. Dasselbe gilt für 0,05 % L.

Carchesium hielt in 0,1 % L. über 2 Stunden aus, auch Stentor lebte noch, wenn auch völlig kontrahiert.

Hypotriche Infusorien sind weit empfänglicher; Oxytricha bot für „0,1 % L. 1 Stunde“ alle Anzeichen starker Beeinflussung dar. Somit ist wirklich

1) die Wirkung von Chloral auf die verschiedenen Abteilungen der Protozoen nicht gleichmäßig. Allem Anschein nach sinkt mit der Stellung im System die Empfänglichkeit.

2) Chloral ruft im Gegensatz zu anderen Stoffen typische Symptome erst nach längerer Wirkung hervor.

Diese Ansicht teilen auch O. u. R. Hertwig (86) in bezug auf die Eizelle der Echinodermen: „0,1 % Lösung zeigte nach 10 Minuten Wirkungsdauer keinen merklichen Einfluß ... Denn als Eier 4 Uhr 15 Minuten bis 4 Uhr 25 Minuten in ... (dieselbe) gebracht worden waren, wurden sie normalerweise befruchtet und teilten sich ... Dasselbe trat ein, als die Einwirkung noch um 10 Minuten verlängert wurde.

Auch eine 0,2 % Lösung wirkte nicht bei kurz bemessener

Zeitdauer ... Wenn die Lösung länger als 10 Minuten wirkte, zeigten sich Störungen."

Bei Infusorien reagierten bei Gebrauch starker Lösungen einzig zuverlässig die kontraktilen Vakuolen (Paramecium). Ihr Rhythmus sank ganz allmählich bis auf die halbe Norm, worauf sehr bald Stillstand in Diastole eintrat. Schwache Prozentsätze hatten nur Herabsetzung zur Folge, zur Lähmung kam es in absehbarer Zeit nicht.

Die Wimpern erlitten in ihrer Funktion unterdessen eine kurzdauernde, wenig intensive Beschleunigung. Diese ließ sich auch an der Spirale von Vorticella konstatieren, ging aber hier allem Anschein nach bald in Paralyse über, die jedoch der durch Cocain erzeugten nachsteht. Aus diesem Grunde fielen die Ergebnisse der Fixierung zwar besser als nach Antifebrineinfluß, aber dennoch nur mäßig aus (Fig. 8).

Eigentümlich war gegen sonst das Absterben von Vorticella in Chlorallösung, ohne daß Abtötung durch Fixationsmittel stattfand. Während normalerweise beim Eintritt des Todes die Stiele sich kontrahieren, und zwar auf dieselbe Weise, wie es im Leben unzählige Male geschah, war solches hier nicht der Fall. Vielmehr bewegte sich der Zellleib gleich einem im Kreise geschwungenen Steine in weiter Bahn. War er am Ausgangspunkte angekommen, so zeigte sich am distalen Ende des Stieles eine Windung. Kurz „n" Umläufen entsprach immer dieselbe Anzahl spiraliger Umgänge, deren jeder fest auf dem unteren lag. Dies dauerte so lange, bis gleichsam auf Umwegen das erzielt war, was auf der Höhe des Lebens das Tier mit einem Ruck, d. h. einer energischen Stielkontraktion hätte erreichen können.

Trat ein Hemmnis in den Weg, so ruhte auch die Bewegung so lange, bis die Bahn frei ward. Nie aber war der Muskel imstande, kleinere tot umherschwimmende Infusorien beiseite zu drängen oder gar eine Strecke weit mitzuschieben.

Hier also handelte es sich ohne Zweifel um einen weiter fortgeschrittenen Lähmungszustand. Es ist also

3) das Endergebnis der Chloralwirkung die Herbeiführung einer schwachen Lähmung des Plasmas wie der Muskeln des Körpers. In vereinzelten Fällen scheinen die Stielmuskeln indessen hochgradig affiziert zu werden. — Ferner:

4) Schwächere Lösungen führen nach entsprechender Wirkungsdauer eine starke Vakuolisierung des Körpers, verbunden mit Quellungserscheinungen, herbei.

5) Nur selten werden Trichocystenfäden ausgeschnellt. Ihr Auftreten ist nur auf einzelne Partien des Hinterendes beschränkt (Paramecium). Die Köpfung im oberen Drittel war auch hier sichtbar.

Nachstehend einige Versuche!

Chloralhydrat.

Datum.	Name.	°/₀	Zeit.	Kontraktile Vakuole		Wimper-Bewegung.	Körper, Gestalt, Volumen.	Allgemeine Bemerkungen.
				Rhythmus.	Größe, Gestalt			
Juli 1888.	Paramecium aurelia Norm: v_1 6 6 6 6 v_2 6' 6' 6' 6	0,1 °/₀	30 M.	v_1 A 5 5 B 6 5 v_2 A 5' 5 B 6' 6	Normal.	Lebhaftes Umhertreiben, Wimpern in lebhafter Bewegung.	Normal.	Am Vorderende einige Trichocystenfäden ausgeschnellt, an deren oberm Drittel Anschwellung; sie überragen als starre Gebilde die Wimper, geraten aber durch deren Strudeln in schwankende Bewegung.
			50 M.	Durchschnitt: 5/5.	Etwas gewachsen. Kontr. energisch.	„	Leichte Blähung.	
			60 M.	Teilweise v_1 3, 3 / v_2 3' 3.	Blasen im Umkreise. Vak. gewachsen.	Auf einer Stelle stehend, Rotation um Längsachse.		
			1 St. bis 1 St. 15 M.	v_1 2 v_2 2	Durchmesser d. Vak. gleich dem $^1/_2$ Körperdurchm. in der Quere gerechnet.	Erst Ruhe, dann plötzlich rasches Vor- u. Rückwärtsschwimmen. Kurze Zeit darauf wieder ruhig am Boden liegend.	Austreibung von Bukeln an verschiedenen Stellen, die an Zahl rasch zunehmen.	Zuführende Kanäle sehr groß geworden, haben sich teilweise in Vakuolen aufgelöst, die aber nie pulsieren. Ihr der kontr. Vak. zugelegenes blasig aufgetriebenes Ende bildet einen Kranz großer Vakuolen.
			1 St. 30 M.	Symptome noch verstärkt, teilweise Absterben; alle Tiere ruhig am Boden.				

Datum.	Name.	%	Zeit.	Kontraktile Vakuole. Rhythmus.	Kontraktile Vakuole. Größe, Gestalt	Wimper-Bewegung.	Körper, Gestalt, Volumen.	Allgemeine Bemerkungen.
August 1888.	Paramecium aurelia.	0,05	5—30 M.	$\frac{v_1}{v_2}\ \frac{6}{6}, \frac{6}{6}, \frac{6}{6}, B\ \frac{6}{6}, \frac{6}{6}$ etc.	Im Umkreise der kontrakt Vakuole ein Kranz bleibend. Blasen.	Alles gänzlich normal.		
			1 St.	$\frac{v_1}{v_2}\ \frac{6}{5}, \frac{7}{6}, \frac{7}{6}$	In der Zelle nichts Abnormes zu sehen.			
(Anderer Versuch an demselben Tag.)			2 St.	$\frac{6}{6}, \frac{6}{6}, B\ \frac{5}{5}$	"	"	"	
			5 St.	$\frac{5}{5}, \frac{5}{5}, B\ \frac{5}{6}$	Wenig gewachsen.	Bewegung langsam und schwerfällig.		
			17 St.	$\frac{v_1}{v_2}\ \frac{4}{?}, \frac{?}{3}, \frac{4}{?}, \frac{?}{4}$	v_1 wenig größer. v_2 bedeutend gewachsen.	Wimper in „zitternder“ Bewegung.	Wenig gebläht. Flüssigkeitsansammlung.	Bei stärkerer Vergrößerung (2/VIIIa Reichert) lassen sich feine Flüssigkeitsstreifen in der Längsrichtung des Körpers sehen. Solche, etwas größer, ziehen auch von einer kontraktilen Vakuole zur anderen.
			19 St.	$A\ \frac{5}{5}, B\ \frac{5}{4}, C\ \frac{4}{5}, \frac{4}{5}$	Wieder mehr normale Dimensionen.	Im Uhrglase langs., träge Bewegung; unt. Mikrosk. Stillstehen, Drehung um Längsachse.	Vakuolisierung.	Teilweise Trichocystenfäden ausgestoßen, das übrige wie oben.
			22 St.	$\frac{4}{5}$ neben $\frac{4}{4}$	"	Plötzlich wirbelnde Vorwärtsbewegung, dann wieder An-	"	Im allgemeinen eine Erholung zu konstatieren, die immer mehr zunimmt.

6. Chloroform.

Mit diesem Stoffe läßt sich seiner Flüchtigkeit wegen nur schwer operieren; Ungenauigkeiten sind sodann nicht zu vermeiden. Dazu kommt, daß der direkte Zusatz von Chloroform in Wasser rasch eine fettige Entartung des Plasmas nach sich zieht, ein Umstand, der auch HERTWIG[1]) für Eiplasma auffiel und als „eigentümliche glasige Beschaffenheit" bezeichnet wurde.

Obwohl die Anwendung von Dämpfen ihr Mißliches hat, ein präzises Urteil über die relative Stärke auch nie zu fällen ist, Fehler demnach notwendigerweise mit unterlaufen müssen, ließen sich an Infusorien doch einige typische Merkmale konstatieren. Zu diesen gehört zunächst die ungemeine Länge, das starre Aussehen der sofort auf der ganzen Oberfläche des Zellleibs zu Tage getretenen Trichocystenfäden. Am dichtesten standen dieselben um den hinteren Pol des Körpers (Paramecium). Hierbei muß bemerkt werden, daß die auf manchen Abbildungen (20) in jener Region als „Trichocysten, deren Fäden bereits nach außen herausgeschnellt sind", benannten, durch ihre Länge vor den anderen Wimpern ausgezeichneten Fäden mit jenen nichts gemein haben. Sie wurden nach Erlahmung der Wimperbewegung stets und zwar als bewegliche Cilien erkannt, zwischen denen, doppelt so lang, unsere Trichocystenfäden starr herausragten.

Soviel sich an den entnommenen Abbildungen erkennen ließ — die Tiere zerfielen jeweils rasch, und fixierende Agentien verunstalteten sie gänzlich — lag leichte Lähmung vor, was nach Analogien auf Herabsetzung der Kontraktionsfrequenz der pulsierenden Blasen schließen ließe. Auch hatten dieselben einen Durchmesser gleich einem Viertel oder Drittel der Körperbreite, was unserer Annahme noch mehr Berechtigung giebt. Kleinere oder größere Erhebungen über die Oberfläche der Zellgrenze sprachen für Quellungszustände, die eben wegen der raschen Plasmaveränderungen sich näher nicht untersuchen ließen.

Übersicht der Alkoholwirkung.

Soweit ein Vergleich und Zusammenfassung möglich, ergiebt sich für die den Alkoholen angehörigen Substanzen Folgendes:

1) Durch Chloralhydrat wie Chloroform wird die kontraktile

1) l. c. (8 b) S. 38.

Vakuole in ihrem Rhythmus verlangsamt und schließlich bei Gebrauch stärkerer Gaben sistiert.

Hand in Hand hiermit geht eine mäßige Blähung des Zellleibes.

2) Das Endergebnis ist Plasmalähmung, für Chloralhydrat hauptsächlich auch an den Stielmuskeln hervortretend.

3) Ob Erregungszustände vorhergehen, bleibt fraglich, Beschleunigung der Wimperfunktion ließ sich an Infusorien nur als momentane Erscheinung konstatieren, deren Natur eben darum fraglich bleibt.

4) Der Reiz des Chloroforms auf das Protoplasma ist stärker als der des Chloralhydrats. Dort reagierte der Körper auf seiner ganzen Oberfläche durch Ausstoßung von Trichocystenfäden, hier blieben diese Gebilde mehr lokalisiert. Ersteres Agens wirkt sodann degenerierend auf das Plasma ein.

Kombinationen einzelner Agentien.

Diese Art der Untersuchung fand nur in beschränktem Maße Verwertung, nur dann, wenn sich hierdurch wirklich ein Überblick oder Beweis für die Richtigkeit dargelegter Ansichten in ganz augenfälliger Weise finden ließ.

War sich Strychnin- und Wärmewirkung darin ähnlich, daß sie in gewisser Hinsicht im ersten Stadium Erregungszustände hervorrief, so mußten letztere bei gemeinschaftlicher Beeinflussung des Organismus durch beide Agentien verstärkt auftreten.

An Carchesium ließ sich dies nun in der That in eklatanter Weise zeigen, nur steckte die Organisation dieser Tiere einer sehr weiten Ausdehnung des Experimentes ein Ziel. Sei es infolge höherer Temperaturwirkung oder infolge der zu häufig und heftig sich folgenden Koloniekontraktionen, kurz der Stielmuskel war meist bald zerrissen, der Körper mit vielen Vakuolen erfüllt.

Der damalige Mangel an besagten Versuchsobjekten gebot weiterhin Einhalt, was auch für eine Kombination mit Antipyrin galt. Soviel aber ward aufs deutlichste eruiert, daß die Angaben über diesen Stoff richtig sind. Nachdem nämlich entsprechende Strychninbehandlung an Carchesium deutlich eine langsame, ja intermittierende Bewegung der Wimpern der Spirale erzeugt hatte, wurde möglichst viel Flüssigkeit abgesaugt und unter das Deckglas ein beträchtliches Quantum Antipyrinlösung 0,01 % gegeben.

Es erfolgte nun ganz außerordentlich „rapide“ Thätigkeit, dem sich nach einiger Zeit völlige Ruhe anschloß.

Vereinte Wärme- und Antifebrinbehandlung ergab ganz gute Resultate am selben Material, wie sogar an Stentor, dessen Erhaltung nach Vornahme der Fixierung als Optimum unserer sämtlichen Variationen bezeichnet werden muß; dasselbe gilt auch für Carchesium. In beiden Fällen steigerte eine rasch ansteigende Temperatur, auf konstante folgend, den Gesamteffekt (Fig. 9 u. 10). Die Wimperspirale allein wurde in voller Deutlichkeit nicht wiedergegeben.

Nachträglich wurde zu Antipyrin nochmals gegriffen, um sein Verhältnis zur Chloralhydratbehandlung festzustellen, und umgekehrt. Hier diente Vorticella als Objekt, es liegt aber nur eine Probe, nicht eine Reihe von typischen Versuchen vor.

Etwa einstündige Antipyrinwirkung 0,01 % L. hatte die übliche „rapide“ Wimperbewegung erzeugt; nach Zusatz von Chloral 0,1 % L. herrschte nach 15 Minuten völlige Ruhe, alle Einzelheiten der Spirale traten hervor. Hierauf kam wieder Antipyrin hinzu. Es trat Stiel- und Körperkontraktion ein, die Peristomgegend verschwand, mit ihr die Spirale. Letztere wurde nach einiger Zeit wieder ausgestülpt, zeigte jedoch keine Spur von Thätigkeit. Erst nach ca. 10 Minuten stellte diese sich ein, aber nur am endoralen Teile, nach weiteren 10 Minuten in einzelnen Fällen am exoralen und hierauf allgemein an beiden Zonen, etwa um die 30. Minute.

Abermals trat sofort wieder Chloralhydrat an Stelle des andern Agens, wobei weder Stiel- noch Körperzusammenziehung sich sehen ließ, die Spirale aber in ihrer bisherigen Entfaltung verblieb. Nur vereinzelt ließen sich Koloniekontraktionen beobachten, wobei aber nur das obere Drittel jedes Muskels in Aktion trat, der größere Rest starr blieb. 10 Minuten vergingen, jetzt erst standen die Spiralen für Augenblicke still und zeigten langsameres Strudeln. Diese Anzeichen wuchsen 5 Minuten lang, bis fast völliger Stillstand obwaltete. Nach 15 Minuten Chloraleinfluß folgte wieder ein solcher von Antipyrin.

Sofort kontrahierte sich Körper und oberes Stieldrittel und verharrte länger so, bis zuerst die Wimpern und bald der ganze Apparat erschien, nun allerdings ohne Thätigkeit erkennen zu lassen. Fixierung mit Sublimat ergab: „Körper entgegen dem Zustand vor der Abtötung schlecht erhalten, eine Längsstreckung immerhin sichtbar. Von der Wimperspirale nur die Cilienspitzen her-

vorragend. Die Stiele erreichten einen bisher nie gesehenen Grad der Streckung; einige sind völlig starr und gerade, andere im proximalen Viertel kontrahiert, weiter im Drittel, während die übrige Stielpartie völlig gerade sich ausdehnt. Wo in seltenen Fällen auf der ganzen Länge Kontraktion auftrat, liegt gegen sonst hier niemals Windung fest auf Windung."

Um jede Täuschung fernzuhalten, folgte sofort ein ähnlicher Versuch mit Cocain-Antipyrineinfluss.

Auf Cocain 0,1 $^0/_0$ folgte nach $1\frac{1}{2}$ Stunden Antipyrin 0,01 $^0/_0$. Trotz vorhergegangenen Stillstandes der Wimperspirale trat auch hier bald Beweglichkeit derselben ein, unter vorhergegangener Stiel- und Körperkontraktion. Auf die starke Strömung konnte dieser Effekt nicht zurückgeführt werden, denn bei stärkerem Zusatz von Cocain fehlte er gänzlich.

Völlige Klarheit hierüber zu erreichen, muß der nächsten Zukunft überlassen werden, eines aber ergab sich hier mit Sicherheit, daß es für diese niederen Organismen in bezug auf Alkaloide Antagonisten giebt.

Gestützt auf Experimente an höheren Tieren nahm man bisher an (21):

1) Es giebt keinen doppelseitigen physiologischen Antagonismus zwischen der Wirkung zweier Gifte im Sinne von Plus und Minus, weder auf die Funktion einzelner scharf begrenzter Organe und Organteile, noch auf die Rettung des Lebens.

2) Wirken zwei Gifte auf denselben eng begrenzten Organteil, bei einer gewissen Dosierung, im entgegengesetzten Sinne, das eine lähmend, das andere erregend, so hebt nur das lebende Gift die Wirkung des erregenden auf.

3) Das einen Organteil erregende Gift hebt unter keinen Umständen die vorhergegangene Wirkung eines lähmenden Giftes auf.

Weitere Versuche müssen diese Widersprüche erst lösen. Das sei nur bemerkt, daß unsrerseits mit der größten Genauigkeit alle Stadien und deren Symptome verfolgt wurden.

Als Belege nachstehend einige Einzelheiten an der Hand von Versuchen.

Kombination von Agentien.

	Datum	Name	Vorbehandlung	deren Resultat	Fixiert mit	Nach	Resultat der Fixierung.
1.	25. I. 1888.	Stentor coer.	Wärme+Antifebrin. 1 St. 30° C dann Antifebrin 0,1 °/₀ L. Hierauf rasche Erw. auf 35° C.	Lange Streckung, alle Einzelheiten der Zelle gut sichtbar.	Kons. Subl.-Lösung.	15 M. Einwirkung v. 35° C.	Fast gänzlich so erhalten wie vor der Fixierung.
2.	4. I. 1888.	Carchesium polyp. Fig. 9 aa	a) 1 St. 30° C, dann Antifebrin 0,1 °/₀ 15 M.	Normales Aussehen. Selten Koloniekontraktion, Körperform länglich, Wimperspirale wenig eingezogen, in träger Bewegung.	2 °/₀ Osmiumsäure-Lösung	Sofort	Körper lang gestreckt, mehr als bei allen andern Versuchen mit Agentien. Wimperspirale u. Peristom meist sichtbar, Wimpern teilweise eingezogen. Stiele wenig oder gar nicht kontrahiert.
		Fig. 9 bb.	b) 1 ½ St. 30° C, dann Antifebrin 0,1 °/₀ 15 M.	„	„	„	Stielansatz gut sichtbar. Auffallend die starke Längsstreckung des Körpers, bei weniger allgemeiner Ausbreitung der Wimpern der Spiralen.
3.	4. I. 1888.		c) 1 St. 30° C, dann rasch auf 35° erwärmt, hierauf 0,05 °/₀ Antifebrin 15 M.	Stiele lang gestreckt, nur selten Koloniekontraktion, dann auch Stiele nur wenig aufgerollt. Kontr. Vak. sehr grofs, Rhythmus verlangsamt, viele Tiere abgelöst, was bei der Gröfse der Kolonie wenig auffällt. Einzelne Exemplare unter Körper- u. Stielkontraktion schon abgestorben.	Kons. Subl.-Lösung	Sofort nach Ablauf genannter 15 Min.	Resultat wie oben, von den früher schon abgestorbenen Zweigen abgesehen.

Färbungsversuche „intra vitam".

Die Anwendung von Farbstoffen zum Tingieren von Zellen und Geweben hat gerade in neuerer Zeit eine ungemeine Ausbildung erhalten (22), da auf diesem Wege Einzelheiten erkannt werden können, die sich sonst jeder Wahrnehmung entziehen.

Nach den anfänglichen Ergebnissen war man geneigt, anzunehmen, daß eine Färbung des Plasmas im lebenden Zustand unmöglich sei, weil die Zelle Farbstoffe von außen alsdann weder in in sich aufnehme oder im Zellsaft enthaltene nicht aufspeichere.

Um so unerwartet kamen daher die Angaben Pfeffer's (23), daß die Pflanzenzelle allerdings Farbstoffe während ihrer vollen Lebensthätigkeit eintreten lasse.

Jedoch hatten schon 1881 K. Brandt und M. L. Henneguy über die Möglichkeit der Tingierung lebender Zellen geschrieben. Hier anknüpfend stellte Certes weitere Versuche mit ähnlichen Stoffen an (24).

Von den hier verwendeten wurden unsrerseits „Malachitgrün", von denen Pfeffer's „Cyanin" in bezug auf ihren Einfluß auf Infusorien sowohl, als andre mikroskopische Wasserbewohner nachgeprüft. Der Erfolg für „Cyanin" war nun gleich Null, während der zweite Stoff allerdings Färbung veranlaßte, jedoch die Angaben Certes' sich als unrichtig erwiesen. Nur in Rücksicht hierauf findet dieses Thema hier Beachtung.

Es sei bemerkt, daß Certes' Vorschriften genau innegehalten und die Stoffe im gleichen Wasser gelöst wurden, in dem die Tiere leben. Auch für gewissenhafte Filtrierung wurde Sorge getragen. Über die Stärke der Lösung allerdings können Zahlenwerte nicht gegeben werden, was überhaupt kaum möglich sein dürfte. Es wurde unsrerseits mit einer gesättigten, tief dunkelgrünen Mischung begonnen und der folgenden stets die halbe Stärke der vorhergehenden gegeben.

a) Cyanin.

Mit Ausnahme einer einzigen Variierung endeten, wie angedeutet, alle Experimente mit negativem Resultat, soweit Infusorien in Betracht kommen. Dabei zeigte sich in vielen Fällen bei einer Zeitdauer von 1—14 Tagen und entsprechendem sich steigernden Zusatz einer Anzahl von Tropfen desselben Mischungsverhältnisses in Zuchtgläsern ein höherer oder minderer Grad von Färbung der darin enthaltenen Algen.

Paramecium, Spirostomum, Stentor, Oxytricha, Rädertiere und Nauplius-Formen erwiesen sich, wenn lebend, stets auch nicht im geringsten Grade koloriert.

Gestützt auf die sich hiernach bildende Ansicht, daß solches bei normalem Stoffwechsel überhaupt für genannte Tiere unmöglich sei, wurde folgender Versuch angestellt:

In drei Uhrschalen wurde je einer Portion lebensfrischer Spirostomen dasselbe Quantum gleich starker Lösung von Cyanin zugesetzt, von der aus früheren Versuchen bekannt war, daß dieselbe erst nach 5 Stunden tötlich wirken würde, sonst aber keinen Einfluß habe.

Ein Glas blieb im geheizten Zimmer bei 18° C stehen, das zweite wurde einer Temperatur von 30° C im Brütofen, das dritte der von 0° C ausgesetzt. Es ergab sich nach $3\frac{1}{2}$ Stunden:

a) Kälte (0° C).	b) Wärme (30° C).	c) Zimmertemp. (ca. 16° C).
Alle Exemplare im Absterben begriffen. Quellungserscheinungen, trotzdem noch keine Spur von Färbung der Infusorien. Algen etc. tingiert.	Einige Infusorien lang ausgestreckt, mit gr. kontr. Vakuole. Leichter bläulich-grüner Schimmer, teilweise auch natürliche Farbe.	Noch lebend, doch von grofsen Vakuolen erfüllt, keine Färbung. Nach Zusatz von Sublimat völlige Kontraktion.
Inhalt der kontraktilen Vakuole stets deutlich gefärbt. (a und b)		Inhalt der kontraktilen Vakuole ungefärbt.

Andere Experimente verliefen wie folgt:

Große Dose mit aufgeschliffenem Deckel, Inhalt etwa $\frac{1}{8}$ Liter Wasser, darin Algen und Infusorien. Zusatz von:

12 Tropfen einer Cyaninlösung 16. II. 88.
22. II. 88 Algen etwas gefärbt. Infusorien nicht.

12 Tropfen hinzu 22. II. 88.
25. II. 88 einige Paramecien, allem Anschein nach ganz wenig gefärbt, Algen dunkler als zuvor.

6 Tropfen hinzu 25. II. 88.
27. II. 88 kein Einfluß bemerkbar, normale Farbe, vielleicht einige Nauplius leicht tingiert. Algen noch dunkler blau-grün.

24 Tropfen hinzu 27. II. 88.
3. III. alles wie früher, Algen fast schwarz-grünblau.

50 Tropfen hinzu 3. III. 88.
9. III. 88 keine Veränderung.

Am 14. Tage abgebrochen.

Demnach ergab sich, daß eine Färbung von Infusorien durch Cyanin unmöglich ist, solange diese Tiere auf der Höhe des

Lebens sich befinden, oder nicht durch andere Einflüsse der normale Verlauf ihres Stoffwechsels gestört ist. Tritt letzteres ein, dann färbt sich zunächst der Inhalt des kontraktilen Apparates (Wärme, Kältezufuhr).

Färbung des Plasmas erzeugte nur die Kombination mit Wärme, ganz im Einklange damit, daß dieses Agens die Intensität des Stoffwechsels steigert.

b) Malachitgrün.

Operiert wurde auch hier mit Lösungen, die sich verhielten wie $\frac{1}{1} : \frac{1}{2} : \frac{1}{3}$, wo der Nenner das Quantum des Wasser in bezug auf die Ausgangsmischung angiebt.

Da nach entsprechenden Zeiträumen stets für alle drei Verhältnisse dieselben Symptome auftraten, wurde der Einfachheit halber meist die stärkere Konzentration verwendet. Es genügte dies zur Beweisführung gegen Certes, und läßt sich das einzelne auch hier am besten an der Hand eines typischen Versuchs kennen lernen.

Versuch: Es befinden sich Carchesium-Kolonien unter Deckglas ohne Anwendung einer andern Vorsichtsmaßregel als Wachsfüßchen. Die Tiere sind völlig frei von jedem Druck, haben genügend Wasser; am Rande des Deckglases (16 × 18 mm) sitzt ein hoher Tropfen. Nach raschem Absaugen tritt an seine Stelle Malachitgrün, Lösung $\frac{1}{1}$. Es erfolgt sofort Einströmung und Färbung unter rascher Bewegung der Wimpern der adoralen Spiralen. Dabei zucken die Kolonien momentan zusammen, breiten sich aber sofort ganz normal wieder aus.

10. Minute: Die Färbung des Stieles, am distalen Ende beginnend und gegen den Zellleib rückend, wird intensiver. In wenigen Fällen „rapide“ Wimperbewegung, Stiel- bezw. Koloniekontraktion fortdauernd.

15. Minute: Zuckungen auf die oberen Äste reduziert.

1 Stunde: Bild dasselbe, Wimperspirale scheinbar gelähmt, denn fast jede Bewegung derselben sistiert.

4 Stunden: Nach Abtötung mit Sublimat kontrahieren sich alle Nebenzweige, der Hauptzweig, ganz dunkel gefärbt, aber nicht; Körperform meist rundlich, ab und zu Spirale am oralen Pol zu sehen.

Nach Auswaschen mit Wasser zeigt es sich, daß der Hauptstiel starke Alterierung des Muskels aufweist; letzterer ist in einzelne Stücke zerfallen oder gänzlich zerstört.

Dem Grade der Streckung, au[illegible]benzweige, entsprach

bei andern Versuchen die weiter fortgeschrittene Zerstörung der kontraktilen Elemente ebenfalls.

Somit kommt Malachitgrün überhaupt keine typische Wirkungsweise zu, völlig unrichtig aber ist es, ihm die Eigenschaft eines „Muskelgiftes“ zuzuschreiben, wie es CERTES that. Auch mit folgenden Worten sagt jener Autor zu viel: „Bei Vorticella „erschlafft“ der Stiel, indem er sich färbt, während die Wimperscheibe noch schlägt.“ Wenn der Stielmuskel zerstört ist, d. h. lebendes Plasma nicht mehr enthält, ist eine Färbung des Hohlraumes des Stieles nichts Auffallendes, auf der andern Seite das Fehlen einer Kontraktion ganz natürlich.

Wäre in Rede stehende Substanz ein Muskelgift, hätte es bei völliger Erhaltung der kontraktilen Gebilde deren gänzliche Paralyse herbeiführen müssen. Letztere fehlt aber gänzlich in allen den Stadien, wo das Muskelplasma noch lebt; denn ganz schwach gefärbte Nebenzweige behielten stets ihre Kontraktilität. Auch die durch Muskelkontraktion bedingte Rundung des Zellleibes hätte wegfallen oder doch weniger scharf sich ausprägen müssen.

So viel aber geht aus diesem Vergleich zwischen unsern Befunden und den Angaben CERTES' hervor, daß man bei allen Infusorien, hauptsächlich aber den mit kontraktilen Elementen begabten, niemals auf deren Verhalten nach dem Tode schon vom Zustand des erlöschenden Lebens schließen darf, denn mit dem Absterben ist stets eine Kontraktion der Muskelelemente verbunden.

Kommen nun Malachitgrün die ihm andrerseits zugeschriebenen Eigenschaften nach unserer Erfahrung nicht zu, so bewies sich dieses doch als ein Stoff, der völlig geeignet ist, auch die lebende tierische Zelle zu färben.

II. Abschnitt.

Der Organismus der einzelligen Wesen und die Wirkung äußerer Agentien.

Fassen wir hier nochmals die kennen gelernten Symptome zusammen, die äußere Agentien im Zellleib der Rhizopoden und Infusorien hervorriefen, und wenden wir uns zunächst zur kontraktilen Vakuole, dem meist in die Augen fallenden Gebilde!

Eine erhebliche Steigerung erfuhr deren Rhythmus nur durch thermische Agentien; mit Ausnahme des Antipyrins verlangsamten

ihn chemische Einflüsse durchgängig mehr oder minder stark. Stets war für Gebrauch stärkerer Lösungen das Endresultat Lähmung in Diastole unter vorhergegangener Vergrößerung des Volums, zunächst der Vakuole und dann auch des Körpers.

Anders bei Antipyrinbehandlung; hier verschwand jener Apparat in einzelnen Fällen gänzlich aus der Zelle, und zwar nach vorhergegangener Systole, ohne daß seine Funktion, abgesehen von geringer Steigerung, irgendwie beeinträchtigt worden wäre.

In direkter Beziehung zur kontraktilen Blase standen die Flüssigkeitsansammlungen, die mitunter den Körper seines natürlichen Aussehens beraubten. Ihre Entstehung ließ sich an Paramecium direkt beobachten, wo die Differenzierung des Innern so weit fortgeschritten ist, daß es zur Bildung von Kanälen kam, die dem Exkretionsorgan den Exkretionsstoff ständig zuführen. Blieb nun die kontraktile Vakuole in Diastole länger stehen, so konnten jene Apparate ihren Inhalt nicht sofort entleren, da aber bereits neue Flüssigkeit der Aufnahme harrte, trat ein Teil derselben aus, d. h. die Kanäle lösten sich in eine Reihe von erst kleinen, bald aber rasch anwachsenden runden Vakuolen auf, die niemals eine Kontraktion vollbrachten. Bot die Zelle nicht mehr Raum genug, so wurde deren Ektoplasma zu blasenartigen Erweiterungen ausgebuchtet.

Eine andere, nicht zu übersehende Erscheinung ist das Wimperspiel, sei es auf der ganzen Oberfläche des Körpers oder an einzelnen mehr differenzierten Stellen.

Während nur einzelne Agentien ein Stadium langdauernder bedeutender Erregung in ganz unverkennbarer Weise hervorriefen, stimmten alle darin überein, daß sie mehr oder minder weitgehende Sistierung der Wimperbewegung veranlaßten. Nur Antipyrin ließ die Erregung der Cilien bis zum Momente des Todes der Zelle andauern.

Bei Betrachtung der Wimperthätigkeit ist, soweit das Flimmerkleid des Körpers in bezug kommt, ein Hauptaugenmerk auf den Grad der Koordination der Einzelbewegungen zu legen, weil hievon die Art der Ortsveränderung, das Schwimmen, abhängt. Fehlt die Koordination, wird auch das Vorwärtskommen unmöglich.

Auffällig auch war der Austritt starrer Stäbchen bei einzelnen Infusorien, „Trichocystenfäden“ genannt.

Die Muskeln des Körpers, wie die der Stiele verfielen teilweise in heftige Kontraktion, unterbrochen von momentaner Streckung (Antipyrin). Oft aber ließen sie anfänglich keine direkte Beein-

flussung hervortreten, um dann später einen gewissen Grad von Lähmung zu zeigen (Cocain).

Der einfacher organisierte Leib der Rhizopoden reagierte entweder nur durch mehr oder minder rasch aufeinander folgenden Wechsel seiner Form oder völlige Kontraktion, gefolgt von Vakuolisierung. In anderen Fällen traten Abänderungen in der Länge der Pseudopodien der Körnchenströmung etc. auf.

Suchen wir nun diese Anzeichen zur Erklärung einiger physiologischer Prozesse im Innern der Zelle zu verwerten.

1. Die kontraktile Vakuole.

Die Funktion dieses Gebildes deutet man heute als eine solche der Atmung und Exkretion; die durch Agentienwirkung veranlaßten pathologischen Zustände bestätigen die Richtigkeit dieser Annahme.

Die zweite Frage ist die, auf welche Weise eine Kontraktion zustande kommt.

Mit Übergehung rein physikalischer Deutungen (25) wollen wir nur bemerken, daß auf solchem Wege ein Eindringen in das Wesen der komplizierten, in der Zelle sich abspielenden Vorgänge nicht möglich ist. Übrigens ließen sich verschiedene Punkte an der Hand unserer Ergebnisse widerlegen.

Bütschli (26) ist gewillt, anzunehmen, daß eine „Systole nicht für einen aktiven Kontraktionsvorgang anzusehen, sondern auf den Druck, die Spannung zurückzuführen ist, welche ohne Zweifel im Körper des Infusors existiert — es muß die Vakuole sich nach außen entleeren, ohne daß hierzu eine besondere Kontraktionserscheinung und ein besonderer Reiz, der sie auslöst, nötig wäre.“

Durch die enorme Blähung nach Wärme-, Strychnin- hauptsächlich aber Cocaineinfluß war die Spannung im Innern der Zelle gewiß eine sehr gesteigerte. Der Rhythmus hätte also zum mindesten sich gleich bleiben müssen, wenn nicht ein Wachsen, entsprechend der zunehmenden Spannung, hätte verlangt werden wollen. Von all dem aber traf gerade das Gegenteil ein, somit kann die Entleerung der kontraktilen Vakuole im Protozoenleib auf diese Weise ihre Erklärung nicht finden.

Sie muß aber nach unserer Ansicht direkt auf die aktiven Kontraktionsvorgänge des Plamas zurückgeführt werden. Dabei traten Differenzierungen insoweit ein, als beim Infusor nicht mehr alle Ektoplasmateile diese Funktion verrichten, die Lage des kontraktilen Behälters also eine feste ist im Gegensatz zu den Rhizo-

poden, wo jede Plasmapartie dieselbe übernehmen kann. Und die Lage jenes Gebildes ist beim Infusor eine feste, das zeigte sich im Verlaufe aller Beobachtungen, und muß dies, entgegen anderer Behauptungen (27), hervorgehoben werden.

Für eine aktive Kontraktion des Plasmas aber sprechen alle die Befunde in ihrer Gesamtheit, welcher an einer späteren Stelle Erwähnung geschehen wird.

2. Wimpern und Wimperbewegung.

Was den Habitus der Wimpern betrifft, so ließ sich derselbe nach Cocainwirkung an Stentor deutlich ersehen. Jede einzelne Cilie sitzt hier auf einem kleinen kalottenförmigen Plasmabuckel auf, ähnlich wie derselbe für Flimmerzellen höherer Organismen in den „Fußstücken" beschrieben ist (28). Auch findet sich das stärkere Lichtbrechungsvermögen, sowie die größere Resistenz gegen chemische Agentien; denn nach Zerstörung der Wimper durch Quellung blieb stets ein kleiner basaler Höcker übrig.

Die Funktion der Wimpern besteht im Herbeistrudeln kleiner Nahrungskörper, sowie in der Erneuerung des zum Leben nötigen Sauerstoffes, das ist richtig, ihr kommt aber ferner die Aufgabe zu, den Körper fortzubewegen. Letzteres ist aber nur erreichbar, wenn alle Cilien in gleichem Sinne sich bewegen, d. h. wenn eine Koordination der Einzelleistungen besteht. Das lehrten jene Stadien, wo trotz heftigen Peitschens der einzelnen Flimmern ein Fortkommen unmöglich war.

Auch die Annahme Rossbach's (5a), daß ein gemeinsames Bewegungscentrum sämtlicher Flimmern bestehe, wird durch die Beeinflussung der Infusorien durch die verschiedenen Agentien widerlegt. Es muß hingegen jede Arbeitsleistung der einzelnen Cilie als Ausfluß des sie tragenden Plasmateiles angenommen werden.

Für beides spricht das Absterben der Tiere, z. B. nach Antipyrinbehandlung. Denn wie wäre nach Verquellung des weitaus größten Teiles der Zelle unter anderen Umständen noch eine Fortdauer der Flimmerung an einem eng begrenzten Punkte der Oberfläche möglich?

Auch für die Borsten gilt das Gesagte, denn sie sind, wie Stein (29) klar beweist, nur verschmolzene Wimpern.

3. Das Protoplasma.

Nach neueren Arbeiten müssen wir annehmen, daß eine Hauptbedingung des Lebens jedes Organismus an die molekulare Thätig-

keit der Plasmateile geknüpft ist (30), es müssen daher auch von diesem Standpunkte aus die Symptome erklärt werden, die verschiedene Agentienwirkungen im Zellprotoplasma auftreten ließen.

Denn daß die kleinsten Teile auf äußere Reize reagieren, wurde in jüngster Zeit für viele ähnliche Einflüsse, wie die unsrerseits eingeführten, wahrscheinlich gemacht (31). Handelt es sich hier auch vorwiegend um das Eiplasma, so ist eine Übertragung erwiesener Thatsachen auf die lebenden tierischen Zellindividuen, die Protozoen, wohl gestattet angesichts der Äußerung eines bekannten Autors (32), daß eine Übereinstimmung jener mit andern Zellen nicht „bloß in den Grundlinien, sondern bis ins innerste Gezimmer hinein" besteht.

Sehen wir also Vakuolen im Rhythmus beschleunigt oder verlangsamt, Wimperbewegung gesteigert oder gelähmt, so müssen wir annehmen, daß die Plasmateile nach einer oder der andern Richtung hin beeinflußt wurden. Geht ihnen das Vermögen ab, die ihnen zufallenden Verrichtungen zu besorgen, dann sistiert auch der Stoffumsatz, ohne Zweifel die Quelle alles Lebens, und sofort erlischt jede aktive Bewegungsäußerung des Plasmas.

Ein Widerspruch stellt sich hierbei aber ein: unter solchen Voraussetzungen müßte das Ektoplasma auch gleichartig beeinflußt werden. Nun tritt aber Beschleunigung der Wimperbewegung auf, zugleich neben der Verlangsamung des Vakuolenrhythmns.

Obwohl nicht in der Lage, mehr als Vermutungen äußern zu können, vermögen wir uns doch nicht zur Annahme der ROSSBACHschen „Sauerstoff-Theorie" zu entschließen. Denn dieselbe bewegt sich in Zirkelschlüssen und rückt somit den letzten Grund um eine Stufe weiter. Denn so müssen wir fragen: worauf läßt sich der Sauerstoffmangel zurückführen? und können nur antworten: auf das Verhalten der Plasmateile.

Dann erklärt diese Hypothese nur sehr mangelhaft die Lähmung und Dilatation der kontraktilen Blase nach rein äußerlichen Analogien.

4. Körper- und Stielmuskeln.

Das Verhalten dieser Gebilde hatte insofern Übereinstimmendes, als keine Koncentration eines Agens imstande war, im Moment des Absterbens des Organismus die Kontraktion zu verhindern.

Während diese primitiven Muskelelemente nur eine Modi-

fikation der Sarkode sind, kommen ihnen in bezug auf ihre Zusammensetzung die Charaktere echter Muskeln zu.

Ist nämlich die Todestarre auf Gerinnung des Myosins zurückzuführen — wie man annimmt — und tritt dieselbe auch hier auf, so muß umgekehrt jener Körper im Muskel der Infusorien enthalten sein. Daß die Starre besonders im Stiel eine hochgradige ist, geht aus Folgendem hervor: Einige Zeit nach dem Ableben tritt abermalige Streckung der bisher völlig kontrahierten Stiele auf, wobei sich der Muskel als in kleine Stücke zerfallen zeigt, deren Summe kaum einem Drittel der früheren Länge gleichkommt. Es trat also keine Lösung des bisherigen Zustandes ein, derselbe besteht vielmehr bis zum Zerfall sämtlicher Gebilde fort.

Ein Weiteres aber folgt hieraus, nämlich das, daß die röhrenartige Umhüllung der centralen kontraktilen Partie den Muskeln entgegenwirkt. Denn es ließe sich sonst nicht einsehen, warum nun, nach Zerstörung der stark verkürzten Spirale eine Längsstreckung erfolgen solle. Eher könnte man vermuten, daß die erstarrte Stielsarcode infolge der Gerinnung ihrer kleinsten Teile in der einmal eingenommenen Lage verharren müsse. Auch muß hiernach ein Unterschied in der Zusammensetzung der Stielelemente einerseits, wie der der aktiv wirkenden Muskelelemente andrerseits bestehen.

Der Reiz, durch den die Kontraktion der Stiele hervorgerufen wird, geht vom Zellleib aus; es verbreitet sich derselbe zunächst auf die kontraktilen Elemente des Körpers, sodann den Stiel. Niemals führte letzterer, wenn die Tiere abgelöst waren, eine aktive Bewegung aus, es wäre denn das Aufrollen nach dem Absterben seines centralen Muskels.

Beachtung verdient ferner die Ablösung der Tiere in besonderen Fällen, womit das freiwillige Abschwimmen nicht zu verwechseln ist, unter Bildung eines aboralen Wimperkranzes (Wärme). Es riß vielmehr der Stiel an seiner Insertionsstelle unter dem Zellleib auf einer Seite weg. Die beiderseitigen kontraktilen Elemente indessen blieben im Zusammenhang, der erst später unter Zuckungen der ganzen Kolonie sich löste.

In diesen Fällen wird man nicht fehlgehen, anzunehmen, daß der viel stärker affizierte Stielmuskel nicht mehr fähig war, den empfangenen Reiz weiterzuleiten oder auf ihn zu antworten. Durch fortgesetzte Zerrung entstand allmählich ganz passiv die Abtrennung an der Stelle, wo der Muskel am dünnsten ist.

War hieraus ein verschiedenes Verhalten der beiden Muskel-

partieen gegen gewisse Einflüsse hervorgegangen, so muß ein solches weiterhin für die einzelnen kontraktilen Partien des Körpers wiederum angenommen werden. An Stentor wenig hervortretend, erreichte dieser Zustand bei Carchesium seinen Höhepunkt. Nicht bei allen Agentien war mit der Längsstreckung des Körpers auch die Erhaltung und Wiedergabe der Wimperspirale verbunden, für jeden einzelnen Stoff aber ergaben sich konstante Verhältnisse. Es müssen sonach völlig gesonderte Bahnen sein, denen die entsprechenden Funktionen obliegen, die daher auch, jede selbständig, dem Einfluß einer Willensäußerung unterliegen können.

5. Trichocystenfäden.

Der Deutung dieser starren Gebilde als Tastapparate können wir nicht beistimmen, sind im Gegenteil gewillt, sie mit Allmann und Lachmann für den Nesselfäden der Coelenteraten und einiger Turbellarien ähnliche Angriffswaffen zu halten. Daß Agentienwirkung ihr Erscheinen nach sich zog, erlaubt allerdings keine ausschließlich einseitige Deutung. Ein Beweis aber liegt in einer zufälligen Beobachtung.

Ein Paramecium, mit Strychnin behandelt, zeigte die ausgetretenen Trichocystenfäden. Es nahte sich ein kleineres Infusor, blieb an einem jener Gebilde hängen, nach auffallend kurzer Zeit war es getötet, was nicht alleinige Folge nur des Festhaltens an sich sein konnte.

Da ferner Empfindungsfähigkeit jedem Plasmateil zugeschrieben werden muß (33), wenigstens denen der Rindenschicht, so ist nicht einzusehen, was die beschriebene Verdickung im obern Drittel des Fadens bedeuten sollte.

6. Tastfunktion.

Neben dem Protoplasma im allgemeinen möchten wir Tastfunktion den Cilien hauptsächlich zuschreiben. Denn beobachtet man im Wasser schwimmende Tiere, so weichen sie auf Entfernung schon aus, wenn sie den Strudel eines andern gewahr werden. Mit erhöhter Wimperthätigkeit müßte dann Steigerung der Empfindung verbunden sein, wofür direkte Beweise fehlen. Thatsache aber ist das Zusammenfallen der Lähmungszustände der Wimpern mit Herabsetzung des Tastvermögens. Die Tiere berühren sich, drücken sich glatt, kriechen übereinander hin und her, ohne Unbehagen zu empfinden. Trichocystenfäden hätten, wären sie Tastorgane, fernerhin stets dann ausgestreckt werden müssen, wenn

das Tier, die Abnahme seiner Empfindungsfähigkeit fühlend, mit den ihm zu Gebote stehenden Mitteln sich gegen Schaden hätte schützen müssen, was aber nie zu sehen war. Vielmehr erschienen solche an ganz vereinzelt liegenden Tieren, wohl nur infolge direkter Reizung des Ectosark durch das entsprechende Agens.

7. Exkretionsstoff.

Daraus, daß dieser Stoff sich bei Infusorien nie färben ließ, kann allerdings auf die Natur seiner chemischen Zusammensetzung nicht direkt geschlossen werden. Da aber eine Tinktion dann möglich wurde, als andere Einflüsse die Lebensenergie der Zelle herabgesetzt hatten, sich viele wässrige Ansammlungen im Protoplasma wie in der stark dilatierten Vakuole befanden, deren Inhalt also nicht mehr aus reinem, normalem Exkretionsstoff bestand, so läßt sich doch schließen, daß es eben die chemische Zusammensetzung dieses Stoffes ist, die unter gewöhnlichen Verhältnissen eine Färbung unmöglich macht. Dies spräche für einen komplizierteren Aufbau, über dessen Natur sich aber nach dem Stand unseres heutigen Wissens Genaueres nicht sagen läßt.

Vorstehende Arbeit wurde während der Zeit des Sommers 1887 bis 1888 im zoologischen Institut der Universität zu München ausgeführt.

Der Verfasser ergreift die Gelegenheit der Veröffentlichung, um seinem hochverehrten Herrn Lehrer, Prof. Dr. R. Hertwig, für den anregenden Unterricht sowohl, als auch die freundliche Unterstützung und Anleitung auch schon in früherer Zeit seinen verbindlichsten, tiefgefühlten Dank auszusprechen.

München, im Januar 1889.

Litteratur.

1) SCHULTZE, M., Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzen. Leipzig 1863.
2) Vgl. auch: KÜHNE, Das Protoplasma, Leipzig 1864, pg. 42.
3) SCHULTZE's Archiv f. mikr. Anat., III, pg. 283 ff.
4) Centralbl. f. d. mediz. Wissenschaften, 1867, Nr. 20.
5 a) Die rhythm. Bewegungserscheinungen der einf. Org. Verh. der würzburger mediz.-phys. Gesellschaft, II. B., pg. 179 ff.
b) Über die Einwirkung d. Alkaloide auf die org. Substrate. Verhandlungen der würzburger mediz.-phys. Gesellschaft, III. B., pg. 346 ff.
6) ZOPF, Pilztiere und Schleimpilze. II. Physiologie, pg. 77 ff. Breslau 1885.
7) Beiträge zur Phys. und Biolog. d. Inf. Berichte d. Freiburger Nat. Ges. B. I, 1886.
8) Unters. zur Morph. u. Phys. d. Zelle. Jena, G. Fischer.
a) Über Bastardbefruchtung (Heft 4, 1885).
b) Über d. Befr. u. Teilungsvorgang d. tier. Eies unter Einfluß äußerer Agentien (Heft 5, 1887).
9) Vgl. BRASS, Die Meth. bei Unters. tier. Zellen. Zeitschr. f. mikr. Technik, I, 1884, H. 1, pg. 44.
10) CATTANEO, Färbung u. Aufb. d. Inf. Bollett. scient. 1883, No. 3 e 4. A. BRAUER, Burs. trunc. Jen. Zeitschr. f. Naturw., B. XIX, H. 2, 3, 1885, pg. 489 ff.
11) C. F. JICKELI, Über Kernverh. d. Inf. Zoolog. Anz., B. VII, 1884, No. 175, pg. 468.
12) KAISER, Verfahren u. Herst. etc. Bot. Centbl., I, 1880, pg. 25.
13) l. c. STEIN, Der Org. d. Inf., I, pg. 150.
14) Monatsb. d. Ak. z. Berlin, 1859, pg. 493.
15) BRANDT, Über Act. Eichh. Inaug.-Diss. Halle 1877 (l. c. pg. 14).
16) BRASS, Biolog. Studien, Teil I, pg. 67.
17) l. c. DE VARIGNY, Les bactéries de la glace, 3. Sept. 1887.
18) l. c. AUERBACH, Zeitschr. f. w. Zoolog., B. VII.
19) Weiterhin l. c. R HERTWIG, Weitere Versuche über Bastardb. u. Polyp. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. IV, pg. 10.
20) z. B. LEUNIS, Synopsis, Bd. II., III. Aufl., besorgt v. LUDWIG, pg. 1109.
21) ROSSBACH und NOTHNAGEL, Handb. d. Arzneimittellehre, 6. Aufl., Berlin 1887, l. c. pg. 648.
22) Neben anderen die übersichtliche Arbeit von GIERKE, Zeitschr. f. mikr. Technik, B. I, 1884, pg. 62 ff.
UNNA, Arch. f. mikr. Anat., B. 30, 1 H., 1887.
23) Untersuchungen aus d. bot. Inst. zu Tübingen, II. B., H. 2, 1886.
24) CORTES, De l'emploie des matières colorantes etc. Comptes rend., Avril 1884, 7. pg. 8.

25) l. c. Quincke, Über period. Ausd. an Flüssigkeitsoberfläch. etc. Sitzungsber. d. Berliner Akad. d. W. 1888, pg. 791. (Nach einem Ref. d. Nat. Rundschau 1888, III, pg. 508, von Dr. Korschelt, Berlin.)
26) Zeitschr. f. w. Zoolog. 1877, B. XXVIII, pg. 64.
29) l. c. Wyscsniowski, Beitr. z. Anat. d. Inf. M. Schultze's Arch. 1869, B. V, pg. 55.
28) Toldt, Gewebelehre, Stuttgart 1888, l. c. pg. 26 ff.
29) Stein, Der Org. d. Inf. l. c. I, pg. 71.
30) l. c. W. T. Thiselton-Dyer, Botanik als Wissenschaft, Naturw. Rundschau, 1888.
31) Hertwig, Über eine Abänderung d. inn. Befruchtungsvorgänge. Sitzungsber. d. Morph. u. Phys. Ges. z. München 1886, II, pg. 74 ff.
A. Tichomiroff, Über künstl. Parth. bei Insekten. Du Bois-R. Arch. f. Phys. Supl. 1885, pg. 35.
Denitz, Kurze Notiz über Furchung von Froscheiern. Biolog. Centralb. 1887, Bd. VII, pg. 93.
Maupas, Compt. rend. Tom. CIV, pg. 1006.
L. Luccani und Piuti, Arch. d. Biologie, 1888, T. IX, pg. 319.
32) Leydig, Beitr. z. Kenntnis d. tier. Eies. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. etc., 1888, B. III, pg. 287.
33) l. c. Gruber, Zur Biologie u. Phys. d. Protozoen, Berichte d. Naturf. Ges. z. Freiburg i. B., B. I, 1886, pg. 56.

Erklärung der Tafel XIV.

Fig. 1. Paramecium / Stentor } lebend, mit Trychocystenfäden. Strychninbehandlung.
„ 2. Carchesium, Strychnineinfluß, 0,01 % L. 1 St. } Fixiert mit 2 % Osmiumsäure.
„ 3. „ „ 0,01 % L. 2 St. }
„ 4. „ „ 0,0003 % L. 5 St. Fixiert durch konzentrierte Sublimatlösung.
„ 5. Oxytricha, lebend, Cocainwirkung, 0,05 % L. 7—10 M.
„ 6. Paramecium / Stentor } „ „ 0,01 % L. 1 Stunde.
„ 7. Carchesium, Cocainbehandlung, 0,1 % L. 1 St. Fixiert durch 2 % Osmiumsäure.
„ 8. Carchesium, Chloralhydratbehandlung, 0,1 % L. 1 St. Fixiert durch 2 % Osmiumsäure.
„ 9a. und b. Carchesium, Wärme-Antifebrinbehandlung. Fixiert durch 2 % Osmiumsäure.
„ 10. Schematischer Verlauf der Muskeln, Ansatz des Stieles etc. bei Carchesium, nach Brauer [1]) verkleinert.

1) Burs. trunc. unter Berücksichtigung anderer Het. u. d. Vorticellinen. Inauguraldissertation, Bonn 1885.

Die Tripoli von Caltanisetta
(Steinbruch Gessolungo) auf Sizilien.

Von

Dr. Friedrich Dreyer (Jena).

Hierzu Tafel XV—XX.

I. Abschnitt.

Einleitung.

Das Material zur vorliegenden Arbeit besteht in drei größeren Tripelhandstücken, welche Herr Dr. Johannes Walther in Jena mir in bereitwilligster Weise zur Untersuchung überließ, ich möchte Herrn Dr. Walther daher auch an dieser Stelle hierfür meinen besten Dank sagen. Das Tripelgestein wurde von Dr. Walther selber bei Caltanisetta im Steinbruch Gessolungo gesammelt.

Im Hinblick darauf, daß gerade über den sizilianischen Tripel schon verschiedene Arbeiten, wie besonders von Ehrenberg (Caltanisetta) und Stöhr (Grotte) existieren, könnte es vielleicht manchem überflüssig erscheinen, diesen noch eine hinzuzufügen; ich hoffe jedoch, daß die Existenzberechtigung meiner Arbeit aus ihrem Inhalte selbst hervorgeht.

Einerseits habe ich die in meinem Tripelmaterial gefundenen Radiolarien einer eingehenden morphologischen Bearbeitung unterzogen, andererseits habe ich es versucht, von faunistischem und allgemein paläontologisch-geologischem Standpunkte aus in die Natur des Tripelsedimentes etwas tiefer einzudringen. Die Anregung, die vorliegende paläontologische Arbeit sowohl überhaupt zu unternehmen, als auch von den eben angeführten beiden Gesichts-

punkten aus auszuführen, habe ich dadurch erhalten, daß ich schon längere Zeit mit der Untersuchung der vom Challenger gehobenen Meeresablagerungen beschäftigt bin. Auch bei der Bearbeitung dieser recenten Sedimente untersuche ich sowohl einerseits die Morphologie speziell der in ihnen enthaltenen Radiolarien, als auch bemühe ich mich andererseits, in die allgemeine Natur der Sedimente nach Möglichkeit einzudringen. Die recenten und fossilen protistogenen Sedimente zeigen untereinander so auffallende Übereinstimmung und bieten so viele gegenseitige Anknüpfungspunkte, daß ich mit Freuden die Gelegenheit ergriff, mich auf dem paläontologisch-geologischen Nachbargebiet meines recenten Untersuchungsfeldes etwas näher umzusehen. Es ist überhaupt schon jetzt als sicher vorauszusehen, daß durch die großartigen Resultate der Challengerexpedition über die Meeresablagerungen im allgemeinen und deren Einschlüsse im besonderen die Anregung und das Fundament zu einem ganz neuen Forschungszweige gegeben ist, der die schönsten Früchte zu zeitigen verspricht. Es ist dieses Gebiet um so interessanter und wichtiger, als in ihm in einem Grade, wie es wo anders wohl kaum der Fall sein dürfte, die verschiedensten Zweige naturwissenschaftlicher Forschung, wie besonders Geologie, Paläontologie, Geographie, Morphologie, Physiologie, Physik und Chemie wie in einem Knotenpunkt zusammenlaufen und ohne scharfe Grenze ineinander übergehen.

Der Gang der Darstellung in der folgenden Arbeit geht, ebenso wie es bei der Untersuchung selbst der Fall war, vom Speziellen zum Allgemeinen. Zunächst (Abschnitt II) werden die Radiolarien einer eingehenden morphologischen (vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen) Betrachtung unterzogen. Hierbei habe ich mich von denselben Gesichtspunkten leiten lassen, wie im 1. Hefte meiner Radiolarienstudien, indem ich mich bemühte, an Stelle der einfachen trockenen Speziesdiagnosen möglichst eine mehr zusammenhängende, allgemein vergleichend-morphologische Behandlungsweise treten zu lassen. Im nächsten Abschnitte (III) folgt dann eine Besprechung der Radiolarienfauna des Tripels als solcher, worauf (Abschnitt IV) eine Schilderung der übrigen Fauna und Flora nach den im Gestein vorhandenen Resten gegeben wird. Der V. Abschnitt giebt dann eine Beschreibung des Tripelgesteins, seiner physikalischen und chemischen Eigenschaften, seiner geschichteten Struktur und Zusammensetzung aus den verschiedenen organischen Resten, und endlich werden die Schlüsse erörtert, welche sich aus den gemachten Beobachtungen ziehen lassen. Im

VI. Abschnitt mache ich endlich noch die nötigsten Angaben über die Präparationstechnik und lasse in einem VII. Abschnitt ein Verzeichnis der wichtigsten Litteratur folgen.

Endlich habe ich noch die angenehme Pflicht zu erfüllen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor E. HAECKEL meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das Interesse und die Unterstützung, welche er auch dieser Arbeit zu teil werden ließ. Auch bin ich Herrn Professor K. A. v. ZITTEL und Herrn Professor E. W. BENECKE für verschiedene mir sehr wertvolle Ratschläge zu Dank verpflichtet, ebenso wie Herrn Gustav Fischer in Jena für sein in jeder Beziehung freundliches Entgegenkommen.

Die Tafeln wurden in gewohnter vorzüglicher Weise von der geübten Hand des Herrn Adolf Giltsch in Jena ausgeführt.

Das Manuskript der vorliegenden Arbeit kam Ende September 1889 zum Abschluß.

II. Abschnitt.

Morphologie der Radiolarien der Tripoli von Caltanisetta.

1. Cenosphaera problematica, nov. spec. Fig. 1, 1 a u. 1 b.

Subordo: Sphaeroidea, HAECKEL. — Familia: Liosphaerida, HAECKEL. — Subfamilia: Ethmosphaerida, HAECKEL. — Genus: Cenosphaera, EHRENBERG.

Die vorliegende Form ist eine regelmäßige Kugel, von milchigweißem, durchsichtigem, hyalinen Aussehen. Die Wandung derselben ist von mittlerer Dicke und auf dem optischen Querschnitt deutlich sichtbar. Die Poren sind gleich groß und gleich weit voneinander entfernt, etwas breiter als die Zwischenbalken und haben die Form von Sternen mit durchschnittlich 6 Strahlen.

Durchmesser der Kugelschale: 0,094.
Dicke der Schalenwandung: 0,005.
Durchmesser der Poren: 0,005.
Breite der Zwischenbalken: 0,004.

Ich habe diese Kugelschale als einer solitären Sphaeroidee angehörig betrachtet und sie demnach bei den Liosphaerida in der Haltung Cenosphaera untergebracht. Infolge der hyalinen Beschaffenheit der Schale, welche sich besonders in der Familie der kolonialen Collosphaeriden findet, könnte man sich andererseits auch geneigt fühlen, diese Sphaeroidee zu den letzteren zu stellen, wo sie dann in die Gattung Collosphaera Joh. Müller gehören würde. Mir schien der ganze Habitus der Schale für die erstere Entscheidung zu sprechen. In sehr vielen Fällen muß man mehr oder weniger instinktiv diese Entscheidung treffen, ob man es mit einer polyzoen Collosphaeride oder einer monozoen Ethmosphaeride zu thun hat, da ein durchgreifendes scharf charakteristisches Unterscheidungsmerkmal der leeren Schalen nicht existiert, und Gewißheit nur durch die Beobachtung des Weichkörpers zu erlangen ist. Meist sind die Schalen beider Gruppen aber durch ihren allgemeinen Habitus, der sich zwar in Worten nicht scharf charakterisieren läßt, voneinander zu unterscheiden [1]), oft ist die Ähnlichkeit aber auch so groß, daß sich, wie in diesem Falle, nichts Bestimmtes sagen läßt.

Außerdem fand ich bei verschiedenen der mir zur Beobachtung gekommenen Exemplare dieser Form eine auffallende Annäherung an die so häufigen und auch in diesem Material oft vorkommenden kugel- resp. morgensternförmigen Skelettelemente von Spongien. (Eine solche typische Spongienkugel ist in der mittleren Partie des Gesichtsfeldes *A* zur Darstellung gebracht.) Eine Schalenwand war in diesen Fällen als optischer Querschnitt nicht deutlich sichtbar, und oft hatte es den Anschein, als ob die sternförmigen Schalenporen die bei etwas tieferer Einstellung zum Vorschein kommenden Basen von 6 kantigen Spitzen oder Höckern einer Spongienkugel wären. Die durchsichtige, milchig-hyaline Beschaffenheit aller dieser Körper [2]) ließ mich zu keinem bestimmten Resultate kommen, und es ist durchaus nicht unmöglich, daß auch bei denjenigen Exemplaren, welche wie Fig. 1 vollständig das Aussehen einer Radiolarienschale haben, dieses infolge der eigen-

---

1) „Although a well marked difference in the simple lattice-shell of the social Collosphaerida and the solitary Ethmosphaerida does not exist, nevertheless in most cases the two shells can be distinguished by a practised observer." (Haeckel, Report, S. 92.)

2) Eine mehr oder weniger milchige Beschaffenheit der Schale ist überhaupt vielen Radiolarien der Tripelprobe eigen.

artigen Beschaffenheit der Schale von optischer Täuschung herrührt. Ich konnte zu einer sicheren Entscheidung über diesen Punkt nicht kommen und gebe daher die Beschreibung obiger Cenosphaera nur mit einer gewissen Reserve. (Vergl. außerdem auch die Figurenerklärung.)

2. Pharyngosphaera sicula, nov. spec. Fig. 2.

Subordo: Sphaeroidea, Haeckel. — Familia: Collosphaerida, J. Müller. — Subfamilia: Acrosphaerida, Haeckel. — Genus: Pharyngosphaera, Haeckel.

Die Schale dieser Form ist ganz unregelmäßig rundlich resp. unregelmäßig polygonal mit abgerundeten Ecken. Sie ist von durchsichtig hyaliner Beschaffenheit und gesättigt braun gefärbt. Ihre Wand ist für eine Collosphaeride ziemlich dick und als optischer Querschnitt deutlich und scharf konturiert sichtbar. Bei dem vorliegenden Exemplar sind 5 unregelmäßig verteilte, in das Innere der Schale eingestülpte Tuben vorhanden. Dieselben sind sehr kurz, $^1/_4$—$^1/_2$ mal so lang wie der Radius der Schale und kuppelförmig in das Innere derselben hervorgewölbt. Ihre Basis, d. h. ihr äußerer Mündungsrand, ist doppelt so breit wie die innere Mündung. Außer diesen Pyloiden[1]) sind keine Poren in der Schale vorhanden.

Durchmesser der Schale: 0,086.
Basalbreite der eingestülpten Tuben (Pyloide): durchschnittlich 0,028.
Höhe der Tuben: 0,011—0,020.
Dicke der Schalenwandung: 0,005.

3. Carposphaera nobilis, Haeckel, var. Fig. 3.

Subordo: Sphaeroidea, Haeckel. — Familia: Liosphaerida, Haeckel. — Subfamilia: Carposphaerida, Haeckel. — Genus: Carposphaera, Haeckel. — Subgenus: Phoenicosphaera, Haeckel.

Die vorliegende Form besteht aus 2 konzentrischen, kugelrunden Gitterschalen, welche von dünnen Radialbalken von mittlerer Anzahl untereinander verbunden sind. Die innere Schale und die Radialbalken sind nur als Schattenriß sichtbar. Der

1) Über diese Benennung „Pyloid" vergl. Morphologische Radiolarienstudien, Heft 1, Die Pylombildungen etc. Jena, G. Fischer, 1889. S. 62 u. 63, 84 u. 85.

Durchmesser der äußeren Schale ist 3—4 mal so groß wie der der inneren. Die Wand der äußeren Schale ist von mittlerer Dicke und als optischer Querschnitt deutlich sichtbar. Die Poren sind verhältnismäßig groß, rundlich, von unregelmäßiger Form und ungleicher Größe. Sie sind von mäßig hohen Leistenwällen umrahmt und durchschnittlich 3 mal breiter als die Balken.

Durchmesser der inneren Schale: 0,025.
„ „ äußeren „ 0,094.
Dicke der Radialbalken: 0,003.
„ „ Wand der äußeren Schale: 0,005.
Breite der Poren „ „ „ 0,010.
„ „ Balken „ „ „ 0,004.

Ich habe diese Form als Varietät von Carposphaera nobilis, HAECKEL aufgefaßt, da dieselbe nach HAECKEL's Diagnose (Report, S. 75) ziemliche Übereinstimmung mit dieser Art zeigt. Abgesehen von einigen Kleinigkeiten, zeigt diese Varietät hauptsächlich darin ein abweichendes Verhalten, daß sie eine kleinere Markschale besitzt. Bei Carposphaera nobilis, HAECKEL ist die Rindenschale „twice as broad as the medullary shell“, während bei meiner Form die äußere Schale einen nahezu 4 mal größeren Durchmesser besitzt als die innere Markschale.

4. Carposphaera Waltheri, nov. spec. Fig. 4.

Subordo: Sphaeroidea, HAECKEL. — Familia: Liosphaerida, HAECKEL. — Subfamilia: Carposphaerida, HAECKEL. — Genus: Carposphaera, HAECKEL. — Subgenus: Phoenicosphaera, HAECKEL.

Diese neue Art besteht aus 2 kugelrunden, konzentrischen Gitterschalen, deren Durchmesser sich zu einander verhalten wie 1 : 3. Die innere Schale ist nur als Schattenriß, jedoch deutlich und scharf konturiert sichtbar, die Radialbalken aber sind nicht oder doch nur in ganz undeutlichen Spuren zu sehen. Die äußere Schale ist sehr dickwandig, ihr optischer Querschnitt ist gut sichtbar. Die die dicke Schale durchbohrenden Poren sind rundlich, von ungleicher Größe, im Durchschnitt etwas breiter als die Zwischenbalken und von hohen Leistenwällen umgeben.

Durchmesser der 1. Schale [1]): 0,042.
„ „ 2. „ 0,120.

1) Ich zähle bei den Systemen konzentrischer Kugelschalen ebenso wie bei den konzentrischen Ringsystemen der Discoideen stets dem Wachstum des Skelettes folgend von innen nach aufsen. Über die

Dicke der 2. Schale: 0,011.
Breite der Poren der 2. Schale: durchschnittlich 0,007.
„ „ Balken „ 2. „ „ 0,005.

Die Größe der Markschale war bei den beobachteten Exemplaren geringen Schwankungen unterworfen, zuweilen war sie etwas geringer als bei dem abgebildeten Exemplar. Zuweilen waren auch die Poren der Schale größer, etwa 0,011 breit.

5. Thecosphaera Zittelii, nov. spec. Fig. 5.

Subordo: Sphaeroidea, Haeckel. — Familia: Liosphaerida, Haeckel. — Subfamilia: Thecosphaerida, Haeckel. — Genus: Thecosphaera, Haeckel. — Subgenus: Thecosphaeromma, Haeckel.

Es sind 3 konzentrische Kugelschalen vorhanden, deren Durchmesser sich etwa zu einander verhalten wie 1 : 2 : 8. Dieselben sind durch zahlreiche dünne Radialbalken untereinander verbunden. Radialbalken und 1. Schale sind nur als Schattenriß, letztere nur sehr schwach sichtbar. Die beiden ersten Schalen scheinen dünnwandig zu sein, die äußere ist von mittlerer Wandstärke, sie ist als optischer Querschnitt gut sichtbar. Die Poren der 2. Schale sind ziemlich gleichmäßig rundlich, im Durchschnitt von derselben Breite wie die Zwischenbalken. Die Poren der 3. äußeren Schale sind unregelmäßig rundlich und von ungleicher Größe, etwa 3 mal so breit wie die Zwischenbalken. Die Oberfläche der 2. Schale scheint glatt zu sein, die Poren der 3. Schale sind dagegen von polygonalen Leistenwällen von mittlerer Höhe umgeben. Zuweilen sind diese Leisten nur sehr schwach ausgebildet, wie überhaupt manche individuelle Schwankungen dieser häufigen Art vorkommen. So sind die Poren der äußeren Schale auch oft noch unregelmäßiger als bei dem abgebildeten Exemplar. Die innerste Schale ist zuweilen kaum zu erkennen.

Durchmesser der 1. Schale: 0,018.
„ „ 2. „ 0,050.
„ „ 3. „ 0,148.
Stärke der Radialbalken: 0,002.
Dicke der 1. und 2. Schale: ca. 0,003.
„ „ 3. Schale: 0,007.

---

nähere Motivierung dieses Verfahrens, welches ich der Einfachheit halber zu allgemeinem Gebrauche empfehlen möchte, vergleiche Radiolarienstudien, Heft 1, Seite 11 u. 12.

Breite der Poren und Balken der 2. Schale: durchschnittlich 0,003.

Breite der Poren der 3. Schale: durchschnittlich 0,012.
„ „ Balken „ 3. „ „ 0,004.

6. Haliomma hystrix, nov. spec. Fig. 6.

Subordo: Sphaeroidea, HAECKEL. — Familia: Astrosphaerida, HAECKEL. — Subfamilia: Haliommida, HAECKEL. — Genus: Haliomma, EHRENBERG. — Subgenus: Haliommilla, HAECKEL.

Die Durchmesser der beiden kugelrunden, konzentrischen Schalen verhalten sich zu einander wie 1 : 3, beide Schalen sind, wie es scheint, durch zahlreiche dünne Radialbalken miteinander verbunden, die jedoch durch die dicke Rindenschale nur in sehr undeutlichen Spuren zu sehen sind. Auch die Markschale ist nur als Schattenriß, jedoch deutlich und scharf umschrieben sichtbar. Die äußere Schale ist, wie schon erwähnt wurde, sehr dickwandig, der optische Querschnitt der Wandung ist deutlich sichtbar. Die Poren der äußeren Schale sind mehr oder weniger unregelmäßig rundlich, etwa doppelt so breit wie die Zwischenbalken. Sie sind von Leistenwällen umgeben, von deren Ecken kleine, borstenartige Radialstacheln ausstrahlen, dieselben sind dünn, in ihrer Größe etwas ungleich, etwa so lang wie der Radius der Markschale.

Durchmesser der 1. Schale: 0,047.
„ „ 2. „ : 0,130.
Dicke der 2. Schale: 0,014.
Breite der Poren der 2. Schale: durchschnittlich 0,008.
„ „ Balken „ 2. „ „ 0,004.
Basalbreite der Radialstacheln: „ 0,004.
Länge der Radialstacheln: „ 0,022.

Das soeben als neue Art beschriebene Haliomma hystrix steht von den bisher bekannten Haliomma-Arten dem Haliomma horridum, HAECKEL sehr nahe. Haliomma horridum wurde in recentem Zustande von HAECKEL [1]) im Atlantischen Ozean gefunden, fossil beschreibt es STÖHR [2]) aus den Tripoli von Grotte, und endlich findet es sich noch in den Barbadosmergeln. Es unterscheidet sich von meiner Haliomma hystrix, abgesehen von mehreren kleineren Differenzen, wie etwas verschiedenen Größenverhältnissen,

1) HAECKEL, Report, S. 232.

2) STÖHR, Palaeontogr., vol. XXVI, S. 87, Taf. XVII (I), Fig. 10.

besonders durch eine größere Markschale und kleinere Poren der Rindenschale. Wenn man daher Haliomma hystrix auch als selbständige Art betrachten muß, so ist doch anzunehmen, daß es mit Haliomma horridum HAECKEL genetisch unmittelbar zusammenhängt resp. aus einer Varietät der letzteren, oder umgekehrt, vielleicht durch die verschiedene Lokalität, entstanden ist. Dasselbe, was Haliomma hystrix für mein Tripelmaterial ist, ist für die von STÖHR beschriebenen Tripelproben, für die Mergel von Barbados, und recent für den Atlantischen Ozean Haliomma horridum. — Auf der anderen Seite zeigt Haliomma hystrix die nächsten Beziehungen zu der ebenfalls oben beschriebenen Carposphaera Waltheri, es stimmt mit derselben in allen wesentlichen Merkmalen fast genau überein und unterscheidet sich nur durch den Besitz der dichten Bestachelung. Man könnte vielleicht meinen, daß auch dieser Unterschied thatsächlich nicht vorhanden sei, sondern daß die als Carposphaera Waltheri beschriebene Form Individuen von Haliomma hystrix waren, denen die Stacheln durch Zufall abgebrochen waren. Dies ist jedoch sicher nicht der Fall, denn Carposphaera Waltheri gehört zu den in meiner Tripelprobe bei weitem am häufigsten Arten, und von etwa 20 beobachteten Individuen zeigten alle eine vollständig glatte, unverletzte Schalenoberfläche ohne die geringste Spur von Resten abgebrochener Stacheln. Eine so dichte und kurze Bestachelung geht nie ohne eine erkennbare Spur verloren, noch viel weniger bei einer so großen Anzahl von Exemplaren, während dann mit einemmale bei einem Individuum das ganze Stachelkleid ohne nennenswerte Verstümmelung vorhanden ist. Eine andere Möglichkeit wäre die, daß Carposphaera Waltheri ein Jugendstadium von Haliomma hystrix wäre, bei welchem die Stacheln noch nicht zur Entwickelung gekommen sind. Auch dies ist nicht anzunehmen, denn wie schon erwähnt, findet sich Carposphaera Waltheri sehr häufig, während dagegen Haliomma hystrix seltener ist; es ist nicht denkbar, daß die größere Individuenzahl vor dem ausgewachsenen Zustand abgestorben wäre, während nur in den selteneren Fällen die vollständige Ausbildung erreicht wurde. Wir haben es demnach jedenfalls mit zwei selbständigen Arten zu thun, deren noch große Übereinstimmung jedoch darauf hinweist, daß ihre Trennung voneinander wahrscheinlich erst vor relativ kurzer Zeit und an derselben Lokalität stattgefunden hat. Ob sich Haliomma hystrix aus Carposphaera Waltheri durch Entwickelung der Radialstacheln entwickelt hat, oder ob vielleicht umgekehrt Carposphaera Wal-

theri durch Rückbildung des Stachelkleides aus Haliomma hystrix entstanden ist, läßt sich freilich nicht entscheiden. — Endlich ist noch zu erwähnen, daß bei einzelnen zur Beobachtung gekommenen Individuen der oben beschriebenen Carposphaera nobilis var. einerseits und Carposphaera Waltheri andererseits eine gegenseitige Annäherung nicht zu verkennen war. Dieselbe war allerdings nicht derart, daß sie ein vollständiges Ineinanderlaufen beider Formen bewirkte, denn immerhin waren beide Arten immer noch deutlich voneinander getrennt, ohne durch vollständige Übergänge miteinander verbunden zu sein. Gleichwohl geht aber aus diesem Umstand hervor, daß auch bei diesen beiden Arten ein nahes genetisches Verhältnis vorliegt, und die Trennung vor noch nicht allzu langer Zeit vor sich gegangen sein muß.

7. Prunopyle longiseta, nov. spec. Fig. 7.

Subordo: Sphaeroidea, Haeckel. — Familia: Sphaeropylida [1]), Dreyer. — Subfamilia: Monostomida, Dreyer. — Genus: Prunopyle, Dreyer.

Die vorliegende Form setzt sich aus 3 ovalen Schalen zusammen, welche durch zahlreiche Radialbalken von mittlerer Stärke untereinander verbunden sind. Die erste Schale ist verhältnismäßig groß und als Markschale etwas weiter von der 2. Schale entfernt, als diese von der dritten; die Durchmesser der 3 Schalen verhalten sich ungefähr zu einander wie 2 : 3 : 4. Die 3 Schalen sind von mittlerer Wandstärke, 1. und 2. Schale und Radialbalken sind nur als Schattenriß sichtbar. Die Poren der äußeren 3. Schale sind etwa 2mal so breit wie die Zwischenbalken und

1) Die Familie der Sphaeropylida mit den zugehörigen systematischen Unterabteilungen habe ich zuerst in meinen Radiolarienstudien, Heft 1, die Pylombildungen etc. begründet (S. 11—27), und zwar für alle diejenigen Sphaeroideen (und Prunoideen, siehe daselbst S. 121), welche mit einem Pylom versehen sind. Die Bezeichnung „Pylom“ habe ich daselbst für alle an Radiolarienschalen vorkommenden Hauptmündungsöffnungen in Anwendung gebracht und, da auch für die Mündungsöffnung der Thalamophorenschalen noch keine bestimmte Benennung existiert, auch für diese vorgeschlagen, was den Vorteil hat, dafs wir so für derartige analoge Bildungen sämtlicher Rhizopoden eine einheitliche Bezeichnung haben. Über die in vieler Beziehung interessante vergleichende Morphologie der Pylombildungen der Rhizopoden verweise ich auf meine ausführliche Behandlung dieses Gegenstandes a. a. O.

ganz unregelmäßig rundlich, so daß das Aussehen der Gitterung sich schon etwas dem spongiösen Charakter zuneigt, ohne ihn jedoch wirklich anzunehmen. Die Poren liegen am Grunde von Leistenwällen, von welchen sie ähnlich wie von Waben umschlossen werden. Die Ecken dieser wabenförmigen Leistenwälle sind in kurze Zacken oder Stachelspitzen ausgezogen, was der Schalenoberfläche ein rauhes, mehr oder weniger ungleichmäßiges Ansehen verleiht. An dem spitzen Pole der äußeren Schale befindet sich das Pylom, dasselbe ist etwa so breit, wie der Querdurchmesser der innersten Schale. Es ist von zahlreichen langen, haarfeinen, borstenähnlichen Stacheln umgeben, welche von nicht ganz gleicher Länge, im Durchschnitt jedoch länger sind, als das Pylom breit. Der Schalenpol, welcher vom Pylom eingenommen wird, ist deutlich gerade abgeplattet, und dasselbe gilt auch für den entsprechenden Pol der beiden inneren Schalen. Dieser Befund macht es wahrscheinlich, daß ein Pylom während der Entwickelung der Schale auch schon bei der 1. und 2. Schale ausgebildet war.

Durchmesser der 1. Schale: 0,064 : 0,082.
„ „ 2. „ 0,104 : 0,130.
„ „ 3. „ 0,136 : 0,170.
Dicke der Schalenwände: ca. 0,005.
Stärke der Radialbalken: ca. 0,004.
Breite der Poren der 3. Schale: durchschnittlich 0,008.
„ „ Balken „ 3. „ „ 0,004.
Durchmesser des Pyloms: 0,050.
Länge der Pylomstacheln: durchschnittlich 0,054.
Stärke „ „ „ 0,002.

8. Stylodictya armata, nov. spec. Fig. 8.

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Porodiscida, Haeckel. — Subfamilia: Stylodictyida, Haeckel. — Genus: Stylodictya, Ehrenberg.

Die Scheibe dieser Form hat einen etwas unregelmäßigen, rundlichen Umriß. Das Ringbalkenwerk des Inneren ist unregelmäßig und entspricht allem Anschein nach einem in Unordnung geratenen einfachen Spiralbalken mit gegen 3 Umgängen, die einzelnen Teile desselben sind in unregelmäßigen großen Abständen voneinander. Dieses Ringbalkenwerk wird von zahlreichen deutlich sichtbaren Radialbalken durchsetzt, welche vom Centrum

nach der Peripherie der Scheibe ausstrahlen. Die Schalenporen sind ganz unregelmäßig und ziemlich groß, im Durchschnitt etwa 3 mal so breit wie die Zwischenbalken. Der Rand der Scheibe ist mit zahlreichen langen, haarfeinen, spitzen Stacheln besetzt. Dieselben sind von etwas ungleicher Länge, häufig jedoch länger als der Radius der Scheibe. Viele dieser Radialstacheln lassen sich deutlich als die direkte Fortsetzung der Radialbalken über den Rand der Scheibe hinaus erkennen.

Durchmesser der Scheibe: 0,130.
Breite der Poren: durchschnittlich 0,010.
„ „ Zwischenbalken: durchschnittlich: 0,004.
Länge der Stacheln des Scheibenrandes: durchschn. 0,060.
Stärke „ „ „ „ „ 0,002.

Die Discoideen sind sowohl die an Individuen als auch die an Formen reichste Radiolarienabteilung dieses Sedimentes. Hierzu kommt jedoch noch die weit wichtigere und interessantere Thatsache, daß bei außerordentlicher Variabilität sämtliche Formen durch unmittelbare Übergänge miteinander verbunden sind; sie lassen sich ohne Mühe in 4 Reihen gruppieren, welche die 4 Äste eines einheitlichen Stammbaumes repräsentieren. Eine einzige Ausnahme bildet die im Vorstehenden bereits beschriebene Discoidee, Stylodictya armata nov. spec., welche eine isolierte Stellung einnimmt und sich den übrigen Formen nirgends unmittelbar anreihen läßt. An der Hand der speziellen Beschreibung werden wir nun im Folgenden die Formenreihen durchgehen und einer eingehenden Betrachtung unterziehen.

9. Stylodictya arachnia, Haeckel, var. Fig. 9.

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Porodiscida, Haeckel. Subfamilia: Stylodictyida, Haeckel. — Genus: Stylodictya, Ehrenberg.

Diese Form stimmt im großen und ganzen mit Haeckel's Stylodictya arachnia überein und ist daher auch am besten als Varietät dieser Art aufzufassen, von der schon Haeckel angiebt, daß sie neben ziemlicher Häufigkeit eine große Anzahl von Varietäten besitze [1]). Solche und ähnliche Formen sind als der Stamm- und Grundtypus der meisten Porodisciden und Spongodisciden zu

1) Report, pag. 511: „On the numerous varieties of this common species compare my Monograph, 1862, p. 498."

betrachten, wie denn auch diese Form thatsächlich den Ausgangspunkt des Stammbaumes der in dieser Tripelprobe vorhandenen Discoideen bildet. Es ist eine flache, durchsichtige Scheibe, bei welcher nur das Centrum etwas dunkel erscheint, ohne jedoch in der Struktur an Regelmäßigkeit und Deutlichkeit zu verlieren. Die Scheibe besteht aus zahlreichen (hier 10) konzentrischen Ringen von regelmäßig kreisrunder Form, in den peripheren Partieen der Scheibe sind sie, augenscheinlich infolge des Einflusses der Radialbalken, mehr oder weniger ausgeschweift. Die Breite der Ringe wächst vom Centrum nach der Peripherie, so daß die äußeren Ringe die doppelte Breite erreichen wie die inneren. Die konzentrischen Ringbalken werden von zahlreichen dünnen Radialbalken durchsetzt, ein Teil derselben reicht vom Centrum bis zur Peripherie der Scheibe, um sich über diese hinaus in Form von Radialstacheln fortzusetzen, während andere nur eine beschränkte Anzahl von Ringbalken durchbohren. Die Radialstacheln sind dünn und von mäßiger Länge, etwa so lang wie 1—2 der Scheibenringe breit, diejenigen der von HAECKEL beschriebenen Form sind bedeutend länger, „once to three times as long as the diameter of the disk" (Report, pag. 511), es darf jedoch hierauf kein allzu großes Gewicht gelegt werden, da gerade die Länge von freien Radialstacheln begreiflicherweise sehr variieren kann. Die Scheibe ist jederseits von einer flachen, glatten Siebplatte bedeckt, welche von unregelmäßig rundlichen Poren durchbrochen ist, dieselben sind im Durchschnitt doppelt so breit wie die Zwischenbalken, und durchschnittlich 2 gehen auf die Breite eines Ringes.

Durchmesser der Scheibe (mit 10 Ringen): 0,210.
Breite eines inneren Ringes: 0,009.
„ „ äußeren „ 0,018.
Stärke der Radialbalken und -stacheln: 0,002.
Länge der Radialstacheln: durchschnittlich 0,030.
Breite der Poren: durchschnittlich 0,004.
„ „ Balken: „ 0,002.

An die eben beschriebene Ausgangsform schließt sich Porodiscus heterocyclus HAECKEL unmittelbar an und unterscheidet sich von derselben nur durch den Mangel der Radialstacheln, während alle übrigen Verhältnisse im wesentlichen übereinstimmen, wahrscheinlich ist daher Porodiscus heterocyclus durch Rückbildung der Stacheln aus Stylodictya arachnia hervorgegangen. Dies ist besonders im Hinblick auf die oben erwähnte Variabilität in der Länge der Stacheln begreiflich, ja, es ist sogar die Möglichkeit

nicht ausgeschlossen, daß, wie es alle möglichen Varietäten mit ganz kurzen und sehr langen Stacheln giebt, ebenso auch Varietäten ganz ohne Stacheln vorkommen, so daß dann Porodiscus heterocyclus nur als stachellose Varietät von Stylodictya arachnia anzusprechen wäre, was sich jedoch nicht sicher entscheiden läßt. Von ähnlichen in unserem Sediment vorkommenden Discoideen sind noch Porodiscus flustrella HAECKEL und Porodiscus bilix HAECKEL zu erwähnen. Diese beiden Formen stehen Porodiscus heterocyclus nahe und lassen sich gut von demselben ableiten. Andererseits schließt sich an Porodiscus heterocyclus eine Formenreihe an, bei der sich das allmähliche Überhandnehmen der spongiösen Degeneration von Schritt zu Schritt beobachten läßt, von Formen, mit nur geringen Unregelmäßigkeiten im Balkenwerk bis zu durch und durch schwammigen Scheiben, bei denen jede Spur eines Ring- und Radialbalkenwerkes, auch im Centrum der Scheibe, verschwunden ist, um einem gleichmäßig regellosen Geflecht von Kieselbalken Platz zu machen. Dieser Degenerationsprozeß beginnt zunächst damit, daß in dem regelmäßigen Ring- resp. Spiralbalkenwerk Unregelmäßigkeiten Platz greifen. Sodann lösen sich die Randpartien der Scheibe in ein Schwammwerk auf, während in den centralen Partien Ring- und Radialbalken noch erhalten bleiben. Bei dem weiteren Verlaufe des Prozesses schreitet die spongiöse Degeneration immer mehr nach der Mitte zu vor, während der centrale Teil mit noch mehr oder weniger regelmäßiger Struktur immer mehr zusammenschrumpft. Endlich löst sich auch das Centrum spongiös auf, und der Prozeß hat in der Produktion einer vollständig schwammigen Scheibe, bei der jede Spur einer früher vorhandenen bestimmten Struktur verschwunden ist, seinen Abschluß erreicht. Für diesen Umwandlungsprozeß finden sich in unserer Tripelprobe alle nur denkbaren Übergangsformen in den feinsten Abstufungen als Belegstücke. Die bildliche Darstellung einer solchen vollständigen Formenreihe hätte zu viel Raum beansprucht und mußte daher leider unterbleiben, ich hoffe jedoch, daß man sich aus dem eben Gesagten schon eine ungefähre Vorstellung davon machen kann. Außerdem verweise ich auf die unten noch näher zu behandelnde parallele und analoge Formenreihe der mit einem hyalinen Randsaum versehenen Discoideen Perichlamydium, Stylochlamydium und Spongophacus, bei welchen dieser Prozeß in genau derselben Weise vor sich geht und von denen ich auch die Haupttypen der ganzen Reihe in den Figuren 11, 12, 13, 14, 15 wiedergegeben habe. Formen, welche sich

Fig. 12 und 13 in dieser Parallelreihe an die Seite stellen lassen, bei welchen zwar noch die ganze Scheibe Ring- resp. Spiralbalkenstruktur zeigt, die jedoch schon durch kleinere oder größere Unregelmäßigkeiten gestört ist, sind in großer Individuenzahl und in allen nur denkbaren Varietäten und Abstufungen vertreten. Eine sichere Bestimmung und scharfe Trennung dieser schwankenden Mittelformen ist nicht möglich, einerseits schließen sie sich noch eng an Porodisciden an, andererseits nähern sie sich schon den Spongodisciden. Es folgen dann weiter diejenigen Formen, bei welchen der Rand bereits durchweg schwammig ist, und nur noch eine größere oder kleinere Partie des Centrums Reste von Porodiscidenstruktur erkennen läßt. Hier ist von sicher bestimmbaren Spongodisciden zunächst Spongodiscus spongocyclia HAECKEL (Spongocyclia triangularis STÖHR, Taf. VII, Fig. 5) zu nennen. Der spongiöse Rand ist hier noch ziemlich schmal, der größere centrale Teil ist von deutlich erkennbaren, ca. 12 konzentrischen Ringen eingenommen. Als nächste Station in unserer Entwickelungsreihe ist Spongodiscus florealis anzusehen, welchen wir einer etwas eingehenderen Betrachtung für wert halten.

10. Spongodiscus florealis, HAECKEL. Fig. 10.
Spongospira florealis, STÖHR (Taf. VII, Fig. 6).

Subordo: Discoidea, HAECKEL. — Familia: Spongodiscida, HAECKEL. — Subfamilia: Spongophacida, HAECKEL. — Genus: Spongodiscus, EHRENBERG.

Hier hat die spongiöse Degeneration schon größere Fortschritte gemacht, der bei weitem größte Teil der Scheibe besteht aus Schwammwerk, während nur ein kleiner Kreis im Inneren Spiral- und Radialbalken bewahrt hat, derselbe nimmt den 4.—5. Teil des ganzen Scheibendurchmessers ein. Die Spiralumgänge dieses inneren Teiles sind gleich breit, 4—6 an der Zahl und gehen nach außen ganz allmählich und ohne Grenze in das Schwammwerk über; die sie durchsetzenden Radialbalken sind nur schwach sichtbar, zum Teil durchgehend, zum Teil in den einzelnen Umgängen alternierend. Es kommen übrigens auch Exemplare mit konzentrischen Ringbalken vor. Das Schwammwerk besteht aus sehr dünnen Kieselbalken, an beiden Scheibenoberflächen ist es dichter und mehr in einer Fläche angeordnet, so daß zwei mehr oder weniger gleichmäßige Platten entstehen, welche das Scheibeninnere zwischen sich fassen. Das letztere besteht, von dem spi-

raligen Centrum abgesehen, aus einem ganz lockeren und regellosen Geflecht von Kieselbalken, an beiden Seiten geht es unmittelbar in die Bildung der plattenförmigen Oberfläche über. Ich habe zu Figur 10 absichtlich ein zerbrochenes Exemplar ausgewählt, da gerade an diesem die eben besprochene Struktur besonders deutlich zu sehen ist. Außer einem großen Teil der Randpartien ist der obere Plattenabschluß zum größten Teile weggebrochen, nur in der Mitte der Scheibe ist ein Stück stehen geblieben. Man kann infolgedessen das von der unteren Platte sich erhebende lockere Schwammgeflecht sehr gut sehen und den Übergang desselben in die obere Platte am Bruchrande des centralen Restes der letzteren. Diese Strukturverhältnisse sind genauer und bei stärkerer Vergrößerung in der Skizze 10 a wiedergegeben. Das zerbrochene Exemplar hat man sich zu einer kreisrunden Scheibe zu ergänzen. Diese Form zeichnet sich im allgemeinen durch beträchtliche Größe aus, ist meist merklich größer als die von Stöhr beschriebene.

Durchmesser der ganzen Scheibe: ca. 0,360.
" des centralen Spiralbalkenteiles: ca. 0,065.
Gegenseitiger Abstand der Spiral- resp. Ringbalken: 0,008.
Stärke der Kieselbalken: 0,002.
Durchmesser der Porenzwischenräume zwischen denselben: durchschnittlich 0,007.

Es folgen hier nun endlich diejenigen Formen, bei denen jede Spur eines Ringbalkenwerkes, auch im Centrum, verschwunden ist, Scheiben, welche durch und durch aus einem regellosen Schwammwerk von dünnen Kieselbalken bestehen. Hier hat der spongiöse Degenerationsprozeß seinen Höhepunkt und zugleich seinen Endpunkt erreicht, und diese Schwammscheiben bilden auch das Ende unserer eben durchwanderten Formenreihe. Dieselben sind in unserer Tripelablagerung ziemlich häufig und entsprechen dem von Haeckel und auch von Stöhr beschriebenen Spongodiscus mediterraneus.

Wir kommen nun zur Betrachtung der 2. Formenreihe, dieselbe geht von demselben Ausgangspunkte aus, wie die eben beschriebenen, nämlich aus dem Varietätenkreise der einfachen typischen Porodisciden, wie Stylodictya arachnia und Porodiscus heterocyclus. Wie schon erwähnt wurde, läuft sie der vorigen parallel, indem sie genau denselben allmählichen spongiösen Degenerationsprozeß zeigt. Auch diese Formenreihe setzt sich aus

echten Poro- resp. Spongodisciden zusammen, sie unterscheidet sich jedoch dadurch von ihrer Schwesterreihe, daß ihre Repräsentanten von einem hyalinen Randsaum umgeben sind. Die Stammform der Reihe ist jedenfalls dadurch entstanden, daß sich an einer Varietät von Stylodictya arachnia ein solcher Randsaum entwickelte. Einer derartigen Stamm- und Ausgangsform entspricht

11. Stylochlamydium aequale, HAECKEL, var. Fig. 11.
Perichlamydium aequale, STÖHR (Taf. V, Fig. 2).

Subordo: Discoidea, HAECKEL. — Familia: Porodiscida, HAECKEL. Subfamilia: Stylodictyida, HAECKEL. — Genus: Stylochlamydium, HAECKEL.

Diese Form weicht zwar in manchen Punkten von der von STÖHR und HAECKEL beschriebenen ab, der Hauptsache nach stimmt sie jedoch mit derselben überein, und habe ich sie daher auch als Varietät mit derselben vereinigt. Die Formenflüssigkeit gerade dieser und verwandter Formen ist, wie schon aus unserer Reihe zur Genüge hervorgehen dürfte, so ungemein groß, daß es sich im Interesse der Übersichtlichkeit empfiehlt, möglichst das Aufstellen von neuen Arten, was natürlich sehr leicht wäre, zu vermeiden und statt dessen weniger Arten mit einem größeren Varietätenkreis zu unterscheiden, was auch höchst wahrscheinlich der Natur mehr entspricht. — Die Scheibe ist ganz flach, der gegenseitige Abstand der konzentrischen Ringbalken (beim vorliegenden Exemplar 6) nimmt vom Centrum nach der Peripherie hin zu, so daß die äußersten Ringe doppelt so breit sind wie die inneren. Radialbalken sind nur schwach entwickelt, einige gehen durch mehrere Ringe oder den ganzen Radius der Scheibe, um sich über den Rand derselben hinaus als kurze, feine Stachelspitzen fortzusetzen, andere sind nur in der Breite von 1—2 Ringen nachweisbar. Der hyaline Randsaum nimmt etwa den 4. Teil des Scheibenradius ein. Die Poren sind unregelmäßig rundlich, die der centralen Scheibe sind etwa doppelt so breit wie die Zwischenbalken, diejenigen des hyalinen Randsaumes sind nur halb so groß und etwa von derselben Breite wie ihre Zwischenbalken. Die vorliegende Form zeigt noch keine spongiöse Degeneration, die Scheibe ist, auch im Centrum, klar und durchsichtig, und das Ringbalkensystem hat, von einigen Unterbrechungen in der Nähe des Scheibenrandes abgesehen, noch keine nennenswerten Störungen erlitten. Nur ein Sector [illegible] hiervon eine bemerkens-

werte Ausnahme. Längs desselben zeigen sämtliche Ringbalken eine Unterbrechung, bei welcher sich eine bestimmte Tendenz deutlich erkennen läßt. Je eines der beiden Bruchenden jedes Ringbalkens biegt sich nämlich centralwärts um und zeigt das Bestreben, mit dem nächst inneren Ringbalken in Verbindung zu treten. Wir haben in diesem Befunde die Anlage zur Umbildung des Ringbalkensystems in einen Spiralbalken zu erblicken. Denken wir uns diese neue Verbindung an allen Stellen gleichmäßig durchgeführt und den letzten Rest des ursprünglichen Verbindungsstückes geschwunden, so haben wir einen einfachen Spiralbalken vor uns, der ebenso viele Umläufe besitzt, wie früher konzentrische Ringbalken vorhanden waren, wir werden denn auch diese Umwandlung bei der nächsten zu besprechenden Form dieser Reihe thatsächlich vollendet sehen.

Durchmesser der ganzen Scheibe: 0,155.
Breite des Randsaumes: 0,018.
„ der Ringe: 0,008—0,014.
Stärke der Radialbalken und -stacheln: ca. 0,001.
Länge der freien Radialstacheln: ca. 0,018.
Breite der Poren der Scheibe: ca. 0,004.
„ „ „ des Randsaumes: ca. 0,002.
„ „ Zwischenbalken von Scheibe und Randsaum: ca. 0,002.

12. Stylochlamydium spongiosum, HAECKEL, var. Fig. 12 u. 13. Perichlamydium spongiosum, STÖHR (Taf. V, Fig. 3).

Subordo: Discoidea, HAECKEL. — Familia: Porodiscida, HAECKEL. — Subfamilia: Stylodictyida, HAECKEL. — Genus: Stylochlamydium, HAECKEL.

Unter dieser von STÖHR beschriebenen und abgebildeten und von HAECKEL in erweiterter Form wieder aufgenommenen Art vereinige ich alle diejenigen Formen dieser Reihe, welche den Übergang von den regelmäßig strukturierten Formen zu den spongiösen vermitteln. Infolge dieser vermittelnden Stellung könnte man dieselben auch mit demselben Rechte zu den Spongodisciden stellen, da jedoch einmal diese Art besteht, in welcher sie sich gut unterbringen lassen, habe ich dies auch gethan. Das Netzwerk der Scheibe, natürlich mit Ausnahme des Randsaumes, ist bereits spongiös zu nennen, und das Ring- resp. Spiralbalkensystem zeigt in allen Fällen kleinere oder größere Unregelmäßigkeiten und Störungen, ist jedoch noch in der ganzen Scheibe bis zum Rande,

wo der hyaline Saum beginnt, wenigstens vorhanden. In dem Grade der spongiösen Degeneration, der Beschaffenheit des Ringbalkensystems, ob ganz oder zum Teil konzentrisch oder spiralig oder mehr oder weniger derangiert, in der Ausbildung oder dem gänzlichen Fehlen der Radialbalken und -stacheln kommen alle möglichen Variationen vor, welche so eng untereinander zusammenhängen, daß es nicht nur zweckmäßig, sondern auch naturgemäß erscheint, alle in einer Art zusammenzufassen, welche allerdings noch in vollkommenem Fluß und Werden begriffen ist. Hierzu ist auch noch zu bemerken, daß begreiflicherweise individuelle Schwankungen bei spongiös degenerierenden Formen überhaupt viel leichter und häufiger vorkommen als bei regelmäßig gebauten Formen mit fest bestimmter Struktur. Im Folgenden werde ich 2 der bemerkenswertesten Varietäten herausgreifen und einer genaueren Betrachtung unterziehen.

Fig. 12. Die Scheibe dieser Form zeigt schon deutliche Spuren spongiöser Degeneration und ist, besonders im Mittelpunkt, trüb und dunkel, der Randsaum ist dagegen vollkommen klar und durchsichtig. Hiergegen ist aber das Ringbalkensystem noch vollkommen gut ausgebildet ohne nennenswerte Störungen und Unregelmäßigkeiten, nur ist es wegen der trüben spongiösen Beschaffenheit des einhüllenden Scheibengeflechtes, besonders im Mittelpunkt, weniger deutlich zu sehen. Es ist in Form einer einfachen Spirale mit 5 Umgängen angeordnet, welche sich in durchschnittlich gleichen Abständen voneinander befinden. An dem mit *spa* bezeichneten Sector zeigen die Spiralumgänge Einknickungen. Dieselben sind als der letzte Rest der bei der vorhergehenden Form noch im Anfangsstadium befindlichen, hier vollendeten Umwandlung der Ringbalken in einen Spiralbalken anzusehen. Die dort erst angestrebte Verbindung der Ringe zu einer Spirale ist hier vollendet, die ursprüngliche Schlußverbindung der einzelnen Ringe ist vollständig gelöst, die Einknickungen des Spiralbalkens sind die sekundären Verwachsungsstellen. Diese Form ist daher nicht nur, was die spongiöse Degeneration anbetrifft, sondern auch in bezug auf das eben geschilderte Verhalten des Ringbalkensystems die unmittelbare Fortbildung der vorhergehenden Anfangsform dieser Reihe. Wenn man genauer auf diese Verhältnisse achtet, so findet man, wie es mir hauptsächlich bei der Durchmusterung des Challengermaterials gegangen ist, daß sowohl Übergänge von der Ring- zur Spiralstruktur als auch Parallelformen mit Ring- und Spiralbalkenwerk häufiger vorkommen, als man glaubt. Hierdurch drängt

werte Ausnahme. Längs desselben zeigen sämtliche Ringbalken eine Unterbrechung, bei welcher sich eine bestimmte Tendenz deutlich erkennen läßt. Je eines der beiden Bruchenden jedes Ringbalkens biegt sich nämlich centralwärts um und zeigt das Bestreben, mit dem nächst inneren Ringbalken in Verbindung zu treten. Wir haben in diesem Befunde die Anlage zur Umbildung des Ringbalkensystems in einen Spiralbalken zu erblicken. Denken wir uns diese neue Verbindung an allen Stellen gleichmäßig durchgeführt und den letzten Rest des ursprünglichen Verbindungsstückes geschwunden, so haben wir einen einfachen Spiralbalken vor uns, der ebenso viele Umläufe besitzt, wie früher konzentrische Ringbalken vorhanden waren, wir werden denn auch diese Umwandlung bei der nächsten zu besprechenden Form dieser Reihe thatsächlich vollendet sehen.

Durchmesser der ganzen Scheibe: 0,155.
Breite des Randsaumes: 0,018.
„ der Ringe: 0,008—0,014.
Stärke der Radialbalken und -stacheln: ca. 0,001.
Länge der freien Radialstacheln: ca. 0,018.
Breite der Poren der Scheibe: ca. 0,004.
„ „ „ des Randsaumes: ca. 0,002.
„ „ Zwischenbalken von Scheibe und Randsaum: ca. 0,002.

12. Stylochlamydium spongiosum, Haeckel, var. Fig. 12 u. 13.
Perichlamydium spongiosum, Stöhr (Taf. V, Fig. 3).

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Porodiscida, Haeckel. — Subfamilia: Stylodictyida, Haeckel. — Genus: Stylochlamydium, Haeckel.

Unter dieser von Stöhr beschriebenen und abgebildeten und von Haeckel in erweiterter Form wieder aufgenommenen Art vereinige ich alle diejenigen Formen dieser Reihe, welche den Übergang von den regelmäßig strukturierten Formen zu den spongiösen vermitteln. Infolge dieser vermittelnden Stellung könnte man dieselben auch mit demselben Rechte zu den Spongodisciden stellen, da jedoch einmal diese Art besteht, in welcher sie sich gut unterbringen lassen, habe ich dies auch gethan. Das Netzwerk der Scheibe, natürlich mit Ausnahme des Randsaumes, ist bereits spongiös zu nennen, und das Ring- resp. Spiralbalkensystem zeigt in allen Fällen kleinere oder größere Unregelmäßigkeiten und Störungen, ist jedoch noch in der ganzen Scheibe bis zum Rande,

wo der hyaline Saum beginnt, wenigstens vorhanden. In dem Grade der spongiösen Degeneration, der Beschaffenheit des Ringbalkensystems, ob ganz oder zum Teil konzentrisch oder spiralig oder mehr oder weniger derangiert, in der Ausbildung oder dem gänzlichen Fehlen der Radialbalken und -stacheln kommen alle möglichen Variationen vor, welche so eng untereinander zusammenhängen, daß es nicht nur zweckmäßig, sondern auch naturgemäß erscheint, alle in einer Art zusammenzufassen, welche allerdings noch in vollkommenem Fluß und Werden begriffen ist. Hierzu ist auch noch zu bemerken, daß begreiflicherweise individuelle Schwankungen bei spongiös degenerierenden Formen überhaupt viel leichter und häufiger vorkommen als bei regelmäßig gebauten Formen mit fest bestimmter Struktur. Im Folgenden werde ich 2 der bemerkenswertesten Varietäten herausgreifen und einer genaueren Betrachtung unterziehen.

Fig. 12. Die Scheibe dieser Form zeigt schon deutliche Spuren spongiöser Degeneration und ist, besonders im Mittelpunkt, trüb und dunkel, der Randsaum ist dagegen vollkommen klar und durchsichtig. Hiergegen ist aber das Ringbalkensystem noch vollkommen gut ausgebildet ohne nennenswerte Störungen und Unregelmäßigkeiten, nur ist es wegen der trüben spongiösen Beschaffenheit des einhüllenden Scheibengeflechtes, besonders im Mittelpunkt, weniger deutlich zu sehen. Es ist in Form einer einfachen Spirale mit 5 Umgängen angeordnet, welche sich in durchschnittlich gleichen Abständen voneinander befinden. An dem mit *spa* bezeichneten Sector zeigen die Spiralumgänge Einknickungen. Dieselben sind als der letzte Rest der bei der vorhergehenden Form noch im Anfangsstadium befindlichen, hier vollendeten Umwandlung der Ringbalken in einen Spiralbalken anzusehen. Die dort erst angestrebte Verbindung der Ringe zu einer Spirale ist hier vollendet, die ursprüngliche Schlußverbindung der einzelnen Ringe ist vollständig gelöst, die Einknickungen des Spiralbalkens sind die sekundären Verwachsungsstellen. Diese Form ist daher nicht nur, was die spongiöse Degeneration anbetrifft, sondern auch in bezug auf das eben geschilderte Verhalten des Ringbalkensystems die unmittelbare Fortbildung der vorhergehenden Anfangsform dieser Reihe. Wenn man genauer auf diese Verhältnisse achtet, so findet man, wie es mir hauptsächlich bei der Durchmusterung des Challengermaterials gegangen ist, daß sowohl Übergänge von der Ring- zur Spiralstruktur als auch Parallelformen mit Ring- und Spiralbalkenwerk häufiger vorkommen, als man glaubt. Hierdurch drängt

sich einem unwillkürlich die Frage auf, ob denn überhaupt die spezifische Beschaffenheit des Balkenwerkes von solcher Wichtigkeit ist, wie man bisher annahm, und als konstantes, artunterscheidendes Merkmal anzusehen ist. Hier würde das nähere Eingehen auf diese wichtige Frage zu weit führen, dagegen werde ich in diesen „Radiolarienstudien“ an geeigneter Stelle auf dieselbe ausführlicher zurückkommen. — Radialbalken sind nur in den peripheren Scheibenpartieen und hauptsächlich im Randsaum deutlich vorhanden, über denselben hinaus setzt sich ein Teil derselben als kurze, schwache Radialstacheln fort. Die Porenzwischenräume des mehr oder weniger schwammigen Geflechtes der centralen Scheibe sind unregelmäßig rundlich und im Durchschnitt doppelt so breit wie die Kieselbalken, die Poren des Randsaumes sind etwa halb so groß und ungefähr von der gleichen Breite wie die Zwischensubstanz. Der Randsaum nimmt den dritten Teil des Radius der ganzen Scheibe ein und ist an seiner Peripherie (bei dem vorliegenden Exemplar an zwei Stellen ausgebrochen) durch einen umlaufenden Ringbalken abgeschlossen.

Figur 13. Diese Form ist in dem spongiösen Umwandlungsprozeß insofern noch weiter fortgeschritten, als die peripheren Partieen des Spiralbalkens, wenn auch noch vorhanden, so doch bereits unregelmäßig geworden und derangiert sind, nur im Centrum ist noch eine Spirale mit etwa 3 Umgängen leidlich zu erkennen. Außerdem unterscheidet sich diese Varietät von der vorigen dadurch, daß die dort doch wenigstens noch am Rande vorhandenen Radialbalken und -stacheln hier vollständig fehlen. Hiernach müßte man diese Form eigentlich nicht in die Gattung Stylochlamydium, sondern zu Perichlamydium oder im Hinblick auf die bereits weit vorgeschrittene spongiöse Degeneration vielleicht noch besser zu Spongophacus stellen. In diesem speziellen Falle würde dies jedoch im Hinblick auf den klar vor Augen liegenden unmittelbaren genetischen Zusammenhang unnatürlich und nicht zweckmäßig erscheinen. Wenn wir diese Formenreihe überblicken, so wird es überhaupt höchst wahrscheinlich, daß die Rückbildung der Radialbalken und -stacheln in einem gewissen Zusammenhange mit der spongiösen Degeneration steht, denn während die in Rede stehenden radialen Skelettteile bei der ersten Form der Reihe, bei Stylochlamydium aequale (Fig. 11), noch in der ganzen Scheibe vorhanden sind, sind sie bei der zweiten Form, der zuerst betrachteten Varietät von Stylochlamydium spongiosum (Fig. 12), in der centralen, spongiös degenerierenden Scheibe be-

reits geschwunden und nur noch im durchsichtigen Randsaum vorhanden, und bei dieser zweiten Varietät (Fig. 13) und den beiden letzten, noch zu besprechenden echt spongiösen Arten (Fig. 14 und 15) fehlen sie endlich gänzlich. — Ein bei der vorhergehenden Varietät vorhandener, den Randsaum abschließender Ringbalken ist bei dieser zweiten Form nicht ausgebildet. Endlich lasse ich hier noch die durchschnittlichen objektiven Maße dieser Art, welche bei den verschiedenen Varietäten im allgemeinen übereinstimmen, folgen.

Durchmesser der ganzen Scheibe: durchschnittlich 0,170.
Breite des Randsaumes: durchschnittlich 0,023.
Gegenseitiger Abstand der Ring- resp. Spiralbalken: durchschnittlich 0,011.
Stärke der Radialbalken und -stacheln (wenn vorhanden): ca. 0,003.
Breite der Porenzwischenräume des Scheibengeflechtes: ca. 0,005.
Breite der Zwischenbalken des Scheibengeflechtes: ca. 0,003.
„ „ Poren des Randsaumes: ca. 0,002.
„ „ Zwischenbalken des Randsaumes: ca. 0,003.

13. Spongophacus Stöhrii, nov. spec. Fig. 14.

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Spongodiscida, Haeckel. — Subfamilia: Spongophacida, Haeckel. — Genus: Spongophacus, Haeckel.

Diese neue Art bezeichnet einen weiteren Schritt in unserer Reihe auf dem Wege der schwammigen Umwandlung. Das Ringbalkensystem ist in den peripheren Partien der Scheibe gänzlich geschwunden und nur noch im centralen Teile erhalten, wo es gegen die Hälfte des Scheibendurchmessers (inkl. Randsaum) einnimmt. Dies Ringbalkensystem ist meist in Form einer regelmäßigen einfachen Spirale mit gleichen Windungsabständen entwickelt, es kommen aber auch Individuen mit konzentrischen Ringen vor; durch das gerade im Scheibencentrum besonders dichte bedeckende Schwammgeflecht ist das Ringbalkenwerk nur trüb und undeutlich zu sehen. In den übrigen, peripheren Teilen der Scheibe findet sich an Stelle des Ringbalkenwerkes ein unregelmäßig wabiges Gewebe. Der Spiralbalken geht ganz unmerklich in dasselbe über, resp. löst sich in dasselbe auf, und die Waben sind denn auch als die losgelösten und selbständig gewordenen

Teile, als der letzte Rest eines früher vorhandenen, nun durch spongiöse Degeneration aufgelösten Ringbalkensystems zu betrachten. Das Schwammgewebe der Scheibe besteht aus einem dichten Geflecht von Kieselbalken, welche etwa den 3. Teil der Breite erreichen, wie ihre Porenzwischenräume. Der hyaline Randsaum ist verhältnismäßig schmal, etwa so breit wie der 4. Teil des Scheibenradius. Er hat bei dem vorliegenden Exemplar einen zackigen, unregelmäßig konturierten Rand, zum Teil kommt dies wahrscheinlich daher, daß er noch nicht fertig ausgebildet und noch im Wachstum begriffen ist, stellenweise ist er auch ausgebrochen. Diese Bruchstellen sind besonders zum Beobachten eines wichtigen Befundes günstig, indem an ihnen deutlich zu sehen ist, daß der Randsaum nicht einfach ist, wie es HAECKEL bisher anzunehmen schien[1]), sondern aus 2 dicht aufeinanderliegenden Siebplatten besteht. Diese doppelte Natur des Randsaumes der betreffenden Discoideen ist sonst wegen seiner durchsichtigen Beschaffenheit schwer zu erkennen und daher wohl auch noch nicht bemerkt worden; wenn man genau darauf achtet, kann man jedoch bei etwas wechselnder Tubuseinstellung auch von oben her sehen, daß 2 Porenlagen, welche eben den beiden Lamellen entsprechen, miteinander abwechseln. Am äußeren Rande des Saumes fließen jedoch beide Lamellen allem Anscheine nach immer in eine zusammen. Der Randsaum ist von zahlreichen kleinen Poren durchbohrt, welche etwa dieselbe Breite haben wie ihre Zwischenbalken. Radialbalken und -stacheln fehlen gänzlich.

Durchmesser der ganzen Scheibe: durchschnittlich 0,360.
Radius des centralen Ringbalkenteiles: durchschnittl. 0,072.
Breite des wabig-spongiösen Randteiles: „ 0,072.
„ „ Randsaumes: durchschnittlich 0,036.
Gegenseitiger Abstand der Spiralumgänge: 0,010.
Breite der Balken des Schwammgeflechtes: ca. 0,002.
„ „ Porenzwischenräume desselben: durchschnittlich 0,007.
Breite der Poren des Randsaumes: ca. 0,003.
„ „ Zwischenbalken desselben: ca. 0,002.

---

1) „The genus Periohlamydium differs from Porodiscus only in the development of a thin, porous, equatorial girdle, which surrounds the circular margin of the chambered disk. This girdle lies in the equatorial plane of the lenticular disk, and represents a very delicate siliceous plate, perforated by numerous small pores.

14. Spongophacus siculus, nov. spec. Fig. 15.

Subordo: Discoidea, HAECKEL. — Familia: Spongodiscida, HAECKEL. — Subfamilia: Spongophacida, HAECKEL. — Genus: Spongophacus, HAECKEL.

Diese Art steht Spongophacus periphaena HAECKEL nahe, jedoch immerhin nicht so, daß ich eine Vereinigung mit dem letzteren für angezeigt halte, besonders da die spezifischen Unterschiede zwischen den spongiösen Formen ebenso wie die morphologischen Charakteristika überhaupt der Natur der Sache nach viel geringer sind als bei in bestimmter Art und Weise strukturierten [1]), und man infolgedessen den wenigen noch vorhandenen Merkmalen auch ein etwas höheres Gewicht beilegen muß. Die schwammige Degeneration hat bei dieser Form ihre Vollendung und ihren Abschluß erreicht, wie denn auch diese Art das Endglied dieser Formenreihe bildet. Die spongiös-wabige Struktur, welche bei der vorhergehenden Form nur die peripheren Scheibenpartieen einnahm, hat hier die Ringbalkenstruktur auch aus dem Centrum verdrängt und die Scheibe in eine gleichmäßige Schwammscheibe verwandelt. Dieselbe ist flach und geht am Rande ohne scharfe Grenze in den Randsaum über, welcher etwa den 3.—4. Teil des Radius der gesamten Scheibe (inkl. Randsaum) einnimmt. Die Struktur der ganzen Scheibe ist hier ebenso beschaffen wie die der peripheren Partieen der vorhergehenden Form, ebenso stimmt der Randsaum mit dem der vorhergehenden Form überein, wie überhaupt diese Art die direkte Fortsetzung der vorhergehenden resp. vorletzten Form dieser Reihe repräsentiert. Von Radialbalken und -stacheln ist auch hier keine Spur vorhanden.

Durchmesser der gesamten Scheibe: ca. 0,288.
„ „ centralen Schwammscheibe: ca. 0,200.
Breite des peripheren Randsaumes: ca. 0,036.
Stärke der Balken des Schwammgeflechtes: ca. 0,002.
Breite ihrer Porenzwischenräume: durchschnittlich 0,008.
„ der Poren des Randsaumes: „ 0,002.
„ ihrer Zwischenbalken: „ 0,003.

Von jeder der beiden Formenreihen, die wir soeben kennen gelernt haben, zweigt sich eine weitere Reihe ab, zu deren Betrachtung wir uns nun wenden wollen. Jeder dieser beiden Seitenzweige ist durch einen bestimmten Differenzierungsprozeß gekenn-

1) Vergl. hierzu auch „Radiolarienstudien" Heft 1, S. 40.

zeichnet, welcher sich während seines Verlaufes abspielt. Der von dem ersten der im Vorstehenden besprochenen einander parallel laufenden Hauptstämme abgehende Seitenzweig bringt den dreiarmigen Discoideentypus zur Entwickelung und ist nur von geringer Länge, der Seitenast des zweiten Hauptstammes ist dagegen von ansehnlicher Länge, und während seines Verlaufes kommt der pylomatische Formtypus zur allmählichen Ausbildung.

Wenden wir uns zunächst der Betrachtung der erstgenannten Formenreihe zu. Wie schon erwähnt, zweigt sich dieselbe von dem ersten Hauptstamme ab, und zwar geschieht dies in der Gegend von Spongodiscus spongocyclia. Bei dieser letztgenannten Art begegnet man schon zuweilen Individuen, welche in kaum bemerklicher Weise Andeutungen einer abgestumpft-dreieckigen Gestalt erkennen lassen. Solange dieser dreieckige Umriß noch so schwach ausgeprägt ist, übersieht man ihn, sobald man nicht ein besonderes Augenmerk darauf richtet, gänzlich, und selbst bei Individuen, welche diese Eigentümlichkeit bereits stärker hervortreten lassen, ist man zunächst geneigt, sie für eine bedeutungslose individuelle Variation oder gar für ein Kunstprodukt, entstanden durch stellenweises Abbrechen des Randes der ursprünglich kreisrunden Scheibe, zu halten. Interessant ist es, daß Stöhr von seinem Tripelmaterial von Spongodiscus spongocyclia Haeckel und florealis Haeckel gerade solche dreieckige Formen beschreibt und abbildet (S. 119 u. 120 und Taf. VII, Fig. 5 u. 6). Die erstere Art nennt er sogar direkt Spongocyclia triangularis und bezeichnet beide Arten in seiner Beschreibung als „Schwammscheibe ein nach allen Seiten abgerundetes gleichschenkliges Dreieck“. Während somit Stöhr diesen Befund einfach als solchen mitteilt, ohne ihm eine besondere Bedeutung beizumessen, geht Haeckel noch weiter, indem er bei der Diagnose seines Spongodiscus spongocyclia (Stöhr's Spongocyclia triangularis) sagt: „The triangular form in the specimen figured by Stöhr is accidental, produced by the broken margin.“ (Report, pag. 578.) — Ganz andere Bedeutung gewinnen diese dreieckigen Formen, sobald wir sie als Glieder unserer kontinuierlichen Formenreihe betrachten, wir erkennen sie dann sofort als die wichtigen Bindeglieder, welche den unmerklichen Übergang von den regelmäßig scheibenförmigen zu den dreiarmigen Formen vermitteln, als Formen, welche zwar noch als Varietäten der entsprechenden scheibenförmigen Arten zu betrachten sind, die aber bereits nach der dreiarmigen Entwickelung

hinzielen. Es ist bei diesen Formen die mehr oder weniger ausgeprägte dreieckige äußere Kontur noch das einzige, welches auf die dreiarmige Entwickelung hinweist, während die innere Struktur der Scheibe zunächst noch vollständig unverändert bleibt. Gehen wir aber in unserer Formenreihe etwas weiter, so bemerken wir, wie sich aus dem Gewebe der Scheibe ganz allmählich 3 Arme herausdifferenzieren. Sind einmal solche 3 Arme im Innern der Scheibe, wenn auch noch schwach, zu sehen, so kann man eine solche Form nicht mehr als Varietät von Spongodiscus spongocyclia betrachten, sondern bereits als besondere dreiarmige Art bestimmen. Einer derartigen Form begegnen wir in

15. Dictyocoryne ovata, nov. spec. Fig. 16.

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Spongodiscida, Haeckel. — Subfamilia: Spongobrachida, Haeckel. — Genus: Dictyocoryne, Ehrenberg. — Subgenus: Dictyocorynium, Haeckel.

Diese Form ist weniger abgerundet-dreieckig als vielmehr oval zu nennen. Das Geflecht der Scheibe ist typisch spongiös, es hüllt das Ringbalkensystem des Innern ein, welches daher mehr oder weniger undeutlich sichtbar wird. Dieses Ringbalkensystem besteht aus konzentrischen Ringen, welche sich in gleichen Abständen voneinander befinden und nahe bis an den Scheibenrand reichen, sich an demselben allmählich auflösend; Radialbalken fehlen vollständig. An diesem Ringbalkensystem macht sich nun auch die Differenzierung der Arme geltend, während das äußere Schwammgeflecht, abgesehen von dem modifizierten Umriß der ganzen Scheibe, von dem Differenzierungsprozeß noch unberührt bleibt. Die 4 innersten Ringe bleiben als die centrale Verbindungsscheibe der Arme unverändert, die übrigen Ringbalken erleiden aber an den Stellen der zu bildenden Arme eine distalwärts gerichtete Ausbuchtung, immerhin bleiben aber die ausgebuchteten Armteile der Ringe mit den entsprechenden Ringbogen des Zwischengewebes (Patagium, Haeckel) noch im Zusammenhang. Durch diesen Differenzierungsprozeß werden die 3 Arme im Innern der Scheibe schon deutlich unterscheidbar. Sie sind an ihrem distalen Ende etwas breiter als an der Basis, etwa von derselben Länge wie der Durchmesser der centralen Scheibe und eudipleur (bilateral) angeordnet in der Weise, daß die beiden paarigen Arme nach dem stumpfen, der unpaare nach dem spitzen Pole der ovalen Scheibe zu gerichtet ist.

Durchmesser der ganzen Scheibe: 0,191 : 0,234.
„ „ centralen Verbindungsscheibe der Arme: ca. 0,072.
Länge der Arme: ca. 0,072.
Breite „ „ : basal 0,032, distal 0,054.
Gegenseitiger Abstand der Ringbalken: ca. 0,010.
Stärke der Balken des Schwammgeflechtes: ca. 0,002.
Breite der Porenzwischenräume derselben: durchschnittlich 0,007.

Gehen wir nun in unserer Formenreihe weiter, so begegnen wir auch in den die vorstehende mit der folgenden Art verbindenden Übergangsformen einem weiteren Fortschreiten der dreiarmigen Differenzierung. Die Ringbalkenteile der Arme einerseits und des Patagium andererseits entsprechen sich nicht mehr gegenseitig, sondern trennen sich und ordnen sich selbständig und verschieden voneinander an. Diejenigen der Arme behalten im wesentlichen ihre Form bei und teilen jeden Arm in eine entsprechende Anzahl von Segmenten; hiergegen werden die Balken des Patagium in der Regel konkav, indem sie sich centralwärts einbiegen, oder sie nehmen unregelmäßige Formen an. Mit diesen Vorgängen geht eine allmähliche Rückbildung des Zwischengewebes Hand in Hand; dasselbe wird dünner und heller, schrumpft von außen nach innen zu zusammen und verliert auch mehr und mehr seine regelmäßige Struktur, wodurch die Arme allmählich frei werden. Auf einem solchen Stadium steht

16. Dictyocoryne triangulum, nov. spec. Fig. 17.

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Spongodiscida, Haeckel. — Subfamilia: Spongobrachida, Haeckel. — Genus: Dictyocoryne, Ehrenberg. — Subgenus: Dictyocorynium, Haeckel.

Bei dieser Form ist das Zwischengewebe bereits sehr rudimentär. Es ist schon sehr geschrumpft und füllt nur noch etwa den dritten Teil der Winkel zwischen den Armen aus, die Ringbalkenteile desselben sind teils konkav nach innen zu eingebogen, teils unregelmäßig degeneriert. Die Arme und die centrale Verbindungsscheibe sind dicht schwammig strukturiert und düster und heben sich von den in den drei Ecken sitzenden dünnen, durchsichtigen Resten des Zwischengewebes scharf ab. Abgesehen

von der Degeneration des Patagium stimmt diese Form mit den Armen und der centralen Scheibe von Dictycoryne ovata vollkommen überein und macht den Eindruck, als ob sie aus ersterer herauspräpariert wäre. Da dies auch für die Maßverhältnisse gilt, ist es unnötig, dieselben für diese Art noch einmal besonders anzuführen.

Endlich finden sich in unserem Sediment Individuen, bei welchen das Patagium noch weiter rückgebildet ist und in zuweilen verschwindenden Spuren in den Armwinkeln sitzt, so daß man solche Formen mit demselben Rechte als patagiumlos ansehen kann. Nach HAECKEL's System würden diese Formen in eine andere Art, ja sogar Gattung (Rhopalodictyum, EHRENBERG) zu verweisen sein, im Hinblick auf die ununterbrochenen Übergänge ziehe ich es jedoch lieber vor, die mehr oder weniger willkürliche Aufstellung noch einer dritten Art zu unterlassen und mich bei der Herausgreifung von zwei instruktiven Formen aus dieser Reihe zu begnügen.

Erwähnt möge noch werden, daß sich auch Dictyocoryne pentagona STÖHR in unserer Tripelprobe findet. In bezug auf die Rückbildung des Patagium steht diese Form in der Mitte zwischen D. ovata und triangulum, zweigt sich jedoch von unserer Formenreihe insofern etwas seitlich ab, als bei ihr die spongiöse Degeneration noch weiter gediehen ist. Die ganze Form besteht aus homogenem Schwammgeflecht, und Spuren von Ringbalken sind nur noch sehr schwach sichtbar (STÖHR, Taf. VII, Fig. 2).

Wir kommen nun zum 4. und letzten Zweige unseres Discoideenstammbaumes, welcher auch zugleich der formenreichste und interessanteste von allen ist. Während sich im Verlaufe der beiden ersten Formenreihen der spongiöse Degenerationsprozeß abspielte und bei der dritten soeben geschilderten der dreiarmige Typus zur Entwickelung kam, spielen sich in dieser 4. Reihe mehrere Entwickelungs- resp. Umbildungsvorgänge nacheinander ab. Sämtliche Glieder der Reihe sind pylomatisch, und die Ausbildung des pylomatischen Formtypus macht auch den Anfang und nimmt die ersten Formen der Reihe in Anspruch. Hierauf findet eine Rückbildung des hyalinen Randsaumes statt, bis endlich die letzten Formen der Reihe dem spongiösen Degenerationsprozeß anheimfallen. Besonders interessant ist mir persönlich diese Reihe deshalb, weil sie einen wichtigen Beitrag zur Kenntnis der Pylombildung bildet.

Ich betrachte diesen Abschnitt daher zugleich als Ergänzung und Nachtrag zu meinen „Pylombildungen“, indem ich im Hinblick hierauf zugleich bemerke, daß ich, um übermäßig viele Erläuterungen und Citate zu vermeiden, auch die vollständige Kenntnis dieses ersten Heftes meiner „Radiolarienstudien“ voraussetze. Die nachstehende Formenreihe zweigt sich von dem zweiten Hauptstamme ab, und zwar in der Gegend von Stylochlamydium spongiosum. Infolgedessen nehmen die ersten Formen derselben ebenso wie die letztgenannte Art eine schwankende Mittelstellung ein zwischen regelmäßiger und spongiöser Schalenstruktur, die einen Individuen entsprechen mehr dieser, die anderen mehr jener Beschaffenheit der Schale. Ebenso wie bei Stylochlamydium spongiosum habe ich mich auch bei den hier in Betracht kommenden Anfangsformen dieses Seitenzweiges dafür entschieden, sie bei der systematischen Einreihung noch zu den nicht schwammigen Formen zu stellen. Ich mache auf das Willkürliche dieser Entscheidung hier noch besonders aufmerksam, eine Entscheidung mußte jedoch getroffen werden, da eine gewaltsame Trennung der nicht schwammigen und der mehr nach dem Schwammigen hinneigenden Individuen vollständig widernatürlich und verfehlt gewesen wäre. Daß die Trennung in Arten, ebenso wie bei den vorhergehenden Formenreihen, auf absolute Gültigkeit keinen Anspruch macht, braucht wohl kaum noch besonders hervorgehoben zu werden.

17. Ommatodiscus perichlamydium, nov. spec. Fig. 18—20.

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Porodiscida, Haeckel. — Subfamilia: Ommatodiscida, Stöhr. — Genus: Ommatodiscus, Stöhr.

Schon innerhalb der beiden ersten Formenreihen begegnet man hin und wieder Individuen, bei denen allem Anscheine nach die Anlage eines Pyloms vorhanden ist. Die in diesen Fällen vorhandenen Unterbrechungen des Scheibenrandes sind jedoch alle sehr unansehnlich, und nie sind entsprechende korrelative Umwandlungen in der inneren Struktur oder äußeren Form der Scheibe vorhanden, was erst den nötigen Anhalt geben könnte, eine in der Anlage befindliche Pylomöffnung von einer zufälligen Verletzung des Scheibenrandes zu unterscheiden. Ein deutlich als solches erkennbares Pylom ist erst bei der vorliegenden Art vorhanden, daß der pylomatische Charakter der letzteren jedoch noch verhältnismäßig jungen Datums ist, wird aus der bedeutenden Variabilität der

Pylomöffnung und der mit der Pylombildung in Korrelation stehenden Form des Schalenumrisses ebenso wie durch den allgemeinen Habitus wahrscheinlich. In der inneren Struktur stimmen die Individuen dieser Art mit ihrer Stammform, dem Stylochlamydium spongiosum, und wenn wir von den ebenso wie bei der letztgenannten Art vorhandenen Schwankungen in einer größeren Hinneigung zu entweder nicht spongiöser oder zu mehr spongiöser Beschaffenheit zunächst absehen, auch untereinander überein. Die äußere Form des Scheibenumrisses ist dagegen, wie erwähnt, bedeutenden Variationen unterworfen, und unterscheiden wir hiernach zwei Varietäten, eine variatio circularis mit kreisrunder und eine variatio ovata mit monaxon - langgestreckter Schale. Wenn wir uns streng nach dem bestehenden System richten wollten, müßten wir eigentlich beide Varietäten zu gesonderten Arten erheben, welche sich auf die beiden Subgenera des Genus Ommatodiscus verteilten. Wir unterlassen natürlich eine derartige willkürliche Trennung und weisen dadurch, daß wir jede Varietät der entsprechenden Untergattung zuerteilen, nur auf die Übergangsstellung der Art zwischen den beiden Untergattungen hin.

Subgenus: Ommatodiscinus, Haeckel. — Variatio circularis. Fig. 18.

Die vorliegende Form ist eine große, annähernd kreisrunde Scheibe, von welcher nur ein Teil des Randes durch das Pylom abgeschnitten erscheint. Das Ringbalkensystem schwankt zwischen spiraliger und konzentrischer Anordnung, nach der Peripherie zu wird es unregelmäßig und gehen die Ringbalken stellenweise untereinander netzförmige Verbindungen ein. Außerdem sind Radialbalken vorhanden, dieselben stehen ziemlich dicht und teilen die Ringe in eine entsprechende Anzahl von viereckigen Kammern. Nur in den centralen Scheibenpartien sind die Radialbalken gut entwickelt, nach der Peripherie zu werden sie zart und unregelmäßig, beteiligen sich auch zum Teil an der eben erwähnten netzförmigen Verbindung der Ringbalken. Im hyalinen Randsaum verschwimmen sie endlich gänzlich, ohne sich über denselben hinaus als Radialstacheln fortzusetzen. Der gegenseitige Abstand der Ringbalken nimmt vom Centrum nach der Peripherie allmählich um das Doppelte zu. Das Maschengeflecht der Scheibe bildet jederseits eine Siebplatte, welche noch verhältnismäßig wenig zum Schwammigen hinneigt. Der hyaline Randsaum ist bei dem vorliegenden Exemplar sehr schmal, etwa halb so breit wie ein äußerer

Scheibenring, am Rande wird er durch einen umlaufenden Ringbalken abgeschlossen. Die Poren der Scheibe sind unregelmäßig rundlich, im Durchschnitt dreimal breiter als ihre Zwischenbalken, die des Randsaumes etwa zweimal kleiner und von derselben Breite wie ihre Zwischenbalken. Das Pylom ist von beträchtlicher Größe, gut so breit wie der Radius der ganzen Scheibe, besondere Randauszeichnungen fehlen. Der Randsaum verbreitert sich in der Nähe des Pyloms etwas, der umlaufende Ringbalken erfährt keine plötzliche Unterbrechung, sondern läuft nach dem Rande des Pyloms sich ganz allmählich verfeinernd aus. In der peripheren Hälfte des pylomatischen Sektors der Scheibe sind Ring- und Radialbalken degeneriert, indem sie nach dieser an dem Pylom liegenden Scheibenpartie hin sich in unregelmäßige schwache Spuren auflösen, ebenso ist das bedeckende Scheibengeflecht in der Umgebung des Pyloms mehr schwammig degeneriert.

Durchmesser der ganzen Scheibe: ca. 0,252.
Breite der Scheibenringe: 0,008—0,015.
„ des Randsaumes: durchschnittlich 0,010.
Stärke der Ring-, Radial- und des umlaufenden Ringbalkens: ca. 0,003.
Breite der Poren der Scheibe: durchschnittlich 0,004.
Stärke ihrer Zwischenbalken: „ 0,002.
Breite von Poren und Zwischenbalken des Randsaumes: durchschnittlich 0,002.
Breite der Pylomöffnung: 0,144.

Subgenus: Ommatodisculus, Haeckel. — Variatio ovata. Fig. 19 und 20.

Fig. 19. Die monaxon-langgestreckten Formen repräsentieren einen weiteren Fortschritt auf dem Wege der Ausbildung des pylomatischen Formtypus. Die hierher gehörigen Formen sind meist oval, der etwas stumpfere Pol wird von dem Pylom eingenommen. Die Durchmesser der Schale verhalten sich zu einander wie 4 : 5, der Umriß ist unregelmäßig wellig. Das Ringbalkensystem der vorliegenden Form ist eine einfache Spirale mit ziemlich gleichen Windungsabständen. Nach dem Rande der Scheibe zu löst sich die Spirale allmählich in ein Geflecht von einzelnen Waben auf, von denen eine jede einer selbständig gewordenen, aus dem regelmäßigen Verbande ausgeschiedenen Kammer der aufgelösten Spiralumgänge entspricht. Wie bei der vorhergehenden Form sind auch hier zahlreiche Radialbalken vorhanden, welche

vielfach unterbrochen und mehr oder weniger unregelmäßig sich bis in den hyalinen Randsaum hinein fortsetzen; Radialstacheln sind auch hier nicht vorhanden. Der Randsaum ist gut entwickelt, an den beiden Polen breiter als seitlich. Das Pylom nimmt fast die ganze Breite des stumpfen Schalenpoles ein und befindet sich zwischen den beiden auseinandergewichenen Lamellen des Randsaumes. Im übrigen stimmt diese Form mit der vorhergehenden überein, nur zeigt sie besonders starke Hinneigung zur spongiösen Degeneration, ja man kann das Gewebe der Schale eigentlich schon schwammig nennen. Noch zu erwähnen sind die folgenden Maßverhältnisse, die übrigen sind dieselben wie die der vorhergehenden Form.

Durchmesser der Schale: 0,144 : 0,180.
Gegenseitiger Abstand der Umgänge der Spirale: durchschnittlich 0,009.
Breite des Randsaumes: 0,006—0,022.
„ der Pylomöffnung: 0,100.

Fig. 20. In der pylomatischen Ausbildung noch weiter gediehen ist die vorliegende Form insofern, als das Pylom von radialen Randdifferenzierungen umgeben ist. Der hyaline Randsaum verbreitert sich in der Umgebung der Pylomöffnung zu einer ganz unregelmäßig lappig-konturierten Lamelle, hierzu kommen lange, schlanke Radialstacheln, welche, von ganz ungleichmäßiger Länge, teils innerhalb der Peripylomlamelle verlaufen, teils frei über den Rand derselben hinausragen. Außerdem sind am Rande der Scheibe einige ganz vereinzelte kurze Radialstacheln vorhanden, wie mir dies bei manchen Individuen dieser Art begegnete, zu eigentlicher Entwickelung gelangen diese hier nur ausnahmsweise auftretenden Randstacheln erst bei den folgenden Formen. Bei dem vorliegenden Individuum sind besonders zwei Randstacheln zu beiden Seiten des aboralen Poles bemerkbar (Bevorzugung des aboralen Poles, Apicalbestachelung!). Das Ringbalkensystem hat die Form einer einfachen Spirale, der Abstand ihrer Umläufe nimmt von innen nach außen etwa um das Doppelte zu. Im übrigen stimmt diese Form mit der vorigen überein.

Durchmesser der Schale: 0,184 : 0,216.
Breite des Randsaumes: durchschnittlich 0,018.
Größte Breite des Peripylomsaumes: 0,043.
Länge der Randstacheln des Pyloms: durchschnittlich 0,036.

Stärke der Stacheln des Pylom- und Scheibenrandes: ca. 0,002.

Länge des freien Endes der beiden aboralen Stacheln: 0,004.

18. Ommatodiscus fragilis, Stöhr. Fig. 21.

Subordo: Discoidea, Haeckel. — Familia: Porodiscida, Haeckel. — Subfamilia: Ommatodiscida, Stöhr. — Genus: Ommatodiscus, Stöhr. — Subgenus: Ommatodisculus, Haeckel.

Die bei den vorhergehenden Formen begonnene und weiter entwickelte pylomatische Ausbildung hat hier ihre Vollendung erreicht. Das zur vorhergehenden Art vereinigte Stück unserer Formenreihe bildet den Übergang von den mit Randsaum versehenen, einfach scheibenförmigen Formen zu den typisch pylomatischen; die pylomatische Ausbildung ist hier noch in vollem Fluß und Werden begriffen, dies geht neben dem ganzen Habitus der Formen aus ihren schwankenden Größenverhältnissen, den weiten Variationsgrenzen, in denen sich ihre Form, von kreisrunder bis zu monaxon-langgestreckter Gestalt, bewegt, und der mehr oder weniger unregelmäßigen Ausbildung der Schalen deutlich hervor. Dagegen hat bei der vorliegenden Form dieser Prozeß seinen Abschluß erreicht, die Scheibe hat eine fest bestimmte, regelmäßige, ein für allemal monaxone Gestalt angenommen, das bei der vorhergehenden Art große, unbestimmt begrenzte Pylom ist hier zu einer mäßig großen, scharf begrenzten Öffnung zusammengezogen, und der bei den Übergangsformen von Ommatodiscus perichlamydium ungeheueren individuellen Schwankungen unterworfene hyaline Randsaum hat bei Ommatodiscus fragilis eine gleichmäßige Breite angenommen. — Auch bei dieser Art sind individuelle Schwankungen in der größeren oder geringeren Hinneigung zur spongiösen Struktur an der Tagesordnung, das vorliegende Individuum läßt schon beträchtliche Annäherung zur Schwammstruktur erkennen. Das Ringbalkensystem, teils unregelmäßig, schwankt bei diesem Exemplar zwischen konzentrischer und spiraliger Anordnung und ist in den mittleren Partieen wegen der dunklen Beschaffenheit der Scheibe nur undeutlich zu sehen, dasselbe gilt von den Radialbalken. Die letzteren werden erst im hyalinen Randsaum deutlich, sie sind stark, in großer Anzahl auf dem ganzen Scheibenrande verteilt und setzen sich distalwärts über den Rand des Saumes hinaus als kurze, gedrungene Stachelspitzen fort,

an der Pylomöffnung beteiligen sie sich an deren Randbekleidung. Der Randsaum ist ringsum von ziemlich gleicher Breite, er nimmt etwa den vierten Teil des Scheibenradius ein und ist ebenso wie bei Ommatodiscus perichlamydium von einem umlaufenden Ringbalken rings abgeschlossen. STÖHR giebt den Randsaum dieser Art in seiner Figur (Taf. VI, Fig. 10) ganz deutlich wieder, er sowohl wie HAECKEL vergleichen ihn jedoch nicht mit dem von Peri- resp. Stylochlamydium, sondern betrachten ihn einfach als breiteren äußersten Scheibenring („Disk elliptical, with five chambered rings around the elliptical central chamber, the fifth ring twice as broad as each of the others.“ HAECKEL, Report, pag. 502); wir können ihn nun natürlich, im Besitze der lückenlosen Entwickelungsreihe, als Erbstück von Perichlamydium her betrachten und mit dem hyalinen Randsaum dieser Gattung mit voller Sicherheit homologisieren. — Die Poren der centralen Scheibe sind unregelmäßig rundlich, etwa 2 mal so breit wie ihre Zwischenbalken, die des Randsaumes sind sehr klein und etwa halb so breit wie ihr gegenseitiger Abstand. An dem spitzeren Pole der ovalen Scheibe wird der Randsaum von dem Pylom durchbohrt in der Weise, daß seine beiden Lamellen auseinanderweichen und die Öffnung zwischen sich fassen; außerdem beteiligen sich, wie schon bemerkt wurde, die Randstacheln der Scheibe an der Randbekleidung des Pyloms. Das Pylom ist kaum so breit wie der 4. Teil des Breitendurchmessers der Schale.

Durchmesser der ganzen Scheibe (inkl. Randsaum): 0,148 : 0,166.
Breite des Randsaumes: ca. 0,018.
Gegenseitiger Abstand der Ringbalken: durchschnittl. 0,010.
Stärke der Radialstacheln: ca. 0,005.
Länge der freien Spitze derselben: ca. 0,014.
Breite der Poren der centralen Scheibe: durchschnittl. 0,006.
„ ihrer Zwischenbalken: ca. 0,003.
„ der Poren des Randsaumes: ca. 0,002.
Gegenseitiger Abstand derselben: ca. 0,003.
Durchmesser des Pyloms: 0,032.

19. Ommatodiscus Haeckelii, STÖHR. Fig. 22—24.
Ommatodiscus Haeckelii + laevigatus, STÖHR.

Subordo: Discoidea, HAECKEL. — Familia: Porodiscida, HAECKEL. — Subfamilia: Ommatodiscida, STÖHR. — Genus: Ommatodiscus, STÖHR. — Subgenus: Ommatodisculus, HAECKEL.

Beim weiteren Verfolgen unserer Formenreihe bemerken wir, wie sich der hyaline Randsaum allmählich verschmälert und endlich ganz in die Scheibe einbezogen wird und verschwindet. Wir haben dann eine Form, welche mit dem schon von STÖHR beschriebenen und abgebildeten (Taf. VI, Fig. 7) Ommatodiscus Haeckelii in der Hauptsache gut übereinstimmt und mit demselben zu identifizieren ist.

Fig. 22. Das Ringbalkensystem des vorliegenden Individuums ist in Form von konzentrischen Ringen angeordnet, dieselben sind elliptisch und haben gleiche gegenseitige Abstände, am Rande lösen sich die Scheibenringe in unregelmäßiges Maschenwerk auf. Radialbalken sind nur in ganz schwachen Spuren sichtbar. Der Rand der Scheibe ist mit unregelmäßig verstreuten kurzen Stachelspitzen besetzt. Das Scheibengeflecht neigt sehr nach dem Schwammigen hin und läßt das Centrum der Scheibe dunkel erscheinen. Die Poren sind unregelmäßig rundlich und von ganz ungleicher Größe, im Durchschnitt breiter wie ihre Zwischenbalken. Das Pylom nimmt den spitzen Pol der ovalen Schale ein, ist etwa halb so breit wie der Breitendurchmesser der Schale und von dichtstehenden Zacken umrahmt.

Durchmesser der Schale: 0,140 : 0,170.
Gegenseitiger Abstand der Ringbalken: ca. 0,007.
Länge der Rand- und Pylomstacheln: ca. 0,007.
Basalbreite der Rand- und Pylomstacheln: ca. 0,004.
Breite der Poren: durchschnittlich 0,004.
„ „ Zwischenbalken: durchschnittlich 0,003.
Durchmesser des Pylom: 0,068.

Hin und wieder kommen auch kleinere Individuen dieser Art vor. Sei es nun, daß dieselben kleinere Varietäten oder unausgewachsene Jugendstadien von Ommatodiscus Haeckelii sind, so stimmen sie jedenfalls auffallend mit dem ebenfalls von STÖHR beschriebenen und abgebildeten (Taf. VI, Fig. 9) Ommatodiscus laevigatus überein. Auch wenn man die beiden STÖHR'schen Figuren von Ommatodiscus Haeckelii und laevigatus vergleicht, so findet man eigentlich keinen wesentlicheren Unterschied als den in der Größe. Im Hinblick hierauf erscheint es mir daher angebracht, die kleineren, von STÖHR Ommatodiscus laevigatus genannten Formen als selbständige Art zu streichen und mit Ommatodiscus Haeckelii, wie ich es auch oben gethan habe, zu vereinigen.

Variatio spongiosa. Fig. 23. — Außer dem eben besprochenen typischen Ommatodiscus Haeckelii (Fig. 22) kommen nun Individuen vor, welche einen allmählichen Übergang zu der schwammigen Struktur und der unten zu besprechenden, gänzlich spongiösen Endform unserer Reihe, Spongopyle Caltanisettae, vermitteln. Ich fasse diese schwankenden Formen zu einer ebenfalls zu Ommatodiscus Haeckelii gehörigen Variatio spongiosa zusammen und greife ein Individuum zur Beschreibung und Abbildung heraus. Dasselbe ist zwar nach außen von einer einheitlichen Siebplatte abgeschlossen, an der Struktur des Schaleninnern macht sich aber die spongiöse Degeneration deutlich geltend. Bei tieferer Tubuseinstellung sieht man, daß das Innere von mehr oder weniger unregelmäßigem großporigem Gewebe, etwa so, wie es auf den STÖHR'schen Ommatodiscidenfiguren angedeutet ist, ausgefüllt wird, und besonders hat sich das Ringbalkensystem in eine große Anzahl von einzelnen Waben aufgelöst, und nur noch die Centralkammer und der folgende Ring ist erhalten. Die Poren der äußeren Siebplatte sind wie bei den von STÖHR abgebildeten Exemplaren (die Größe der Poren schwankt individuell, auch bei dem typischen O. Haeckelii kommen so kleine Poren vor) sehr klein, etwa halb so breit wie ihr gegenseitiger Abstand. Zu erwähnen ist noch, daß die Oberfläche der Siebplatte etwas wabig strukturiert ist. Im übrigen stimmt diese Varietät mit dem typischen O. Haeckelii überein, nur ist sie in allen ihren Dimensionen kleiner.

Durchmesser der Schale: 0,104 : 0,126.
„ des Pyloms: 0,050.
Breite der Poren der Siebplatte: ca. 0,003.
Gegenseitiger Abstand derselben: durchschnittlich 0,004.

Variatio soreumides. Fig. 24. — Es ist dies endlich eine Varietät von O. Haeckelii, bei welcher wie bei der vorhergehenden das Ringbalkensystem in einzelne Waben resp. Kammern aufgelöst ist, verhält sich jedoch insofern verschieden, als die Anzahl der Waben viel geringer ist und die einzelnen Waben viel bedeutendere Größe besitzen. Sie imponieren hier als selbständige rundliche Kammern, welche, vom Centrum nach der Peripherie hin an Größe zunehmend, in derselben Weise zu einem Haufen aneinander gelagert sind, wie die Kammern der Larcoideenfamilie der Soreumiden, welche höchstwahrscheinlich auch dieselbe Entstehung haben; auch hat der Kammerhaufen viel äußere Ähnlichkeit mit

den Kammerkonglomeraten der Thalamophorengattungen der Acervulinen und Globigerinen, worauf schon HAECKEL bei seinen Soreumiden hinweist. Die Poren der Schale sind unregelmäßig rundlich und ziemlich groß, durchschnittlich doppelt so breit wie die Zwischenbalken. Nicht nur der Rand, wie bei den vorhergehenden Formen, sondern die ganze Schalenoberfläche ist mit kurzen Stachelspitzen besetzt. Von den gleichen kurzen Stacheln ist das Pylom umstellt, dasselbe ist klein, etwa so breit, wie der 3. Teil des Breitendurchmessers der Schale. Die Gesamtform der Schale ist elliptisch und auch diese Varietät besitzt ebenso, wie die vorhergehende, verhältnismäßig kleine Dimensionen.

Durchmesser der Schale: 0,082 : 0,108.
Breite der Poren: durchschnittlich 0,005.
„ „ Zwischenbalken: ca. 0,003.
„ des Pyloms: 0,029.

20. Spongopyle Caltanisettae, nov. spec. Fig. 25.

Subordo: Discoidea, HAECKEL. — Familia: Spongodiscida, HAECKEL. — Subfamilia: Spongopylida, DREYER. — Genus: Spongopyle, DREYER. — Subgenus: Spongopylidium, DREYER.

Diese Form macht endlich den Beschluß der Reihe. Bei ihr ist der spongiöse Degenerationsprozeß vollendet, die ganze Scheibe besteht aus einem gleichmäßigen Schwammgeflecht, und nur bei mittlerer Tubuseinstellung (Fig. 25a) sieht man im Innern der Scheibe undeutliche Spuren eines unregelmäßigen Wabenwerkes, die letzten Reste des aufgelösten Ring- und Radialbalkensystems. Die Balken des Schwammwerkes sind von mittlerer Stärke, etwa $^1/_3$—$^1/_2$ mal so breit wie ihre Porenzwischenräume, die ganze Schalenoberfläche ist mit kleinen Stachelspitzchen besetzt. Das Pylom liegt am stumpfen Pole der ovalen Schale, ist etwa halb so breit wie der Breitendurchmesser der Schale und von zahlreichen unregelmäßigen langen Stacheln umstellt.

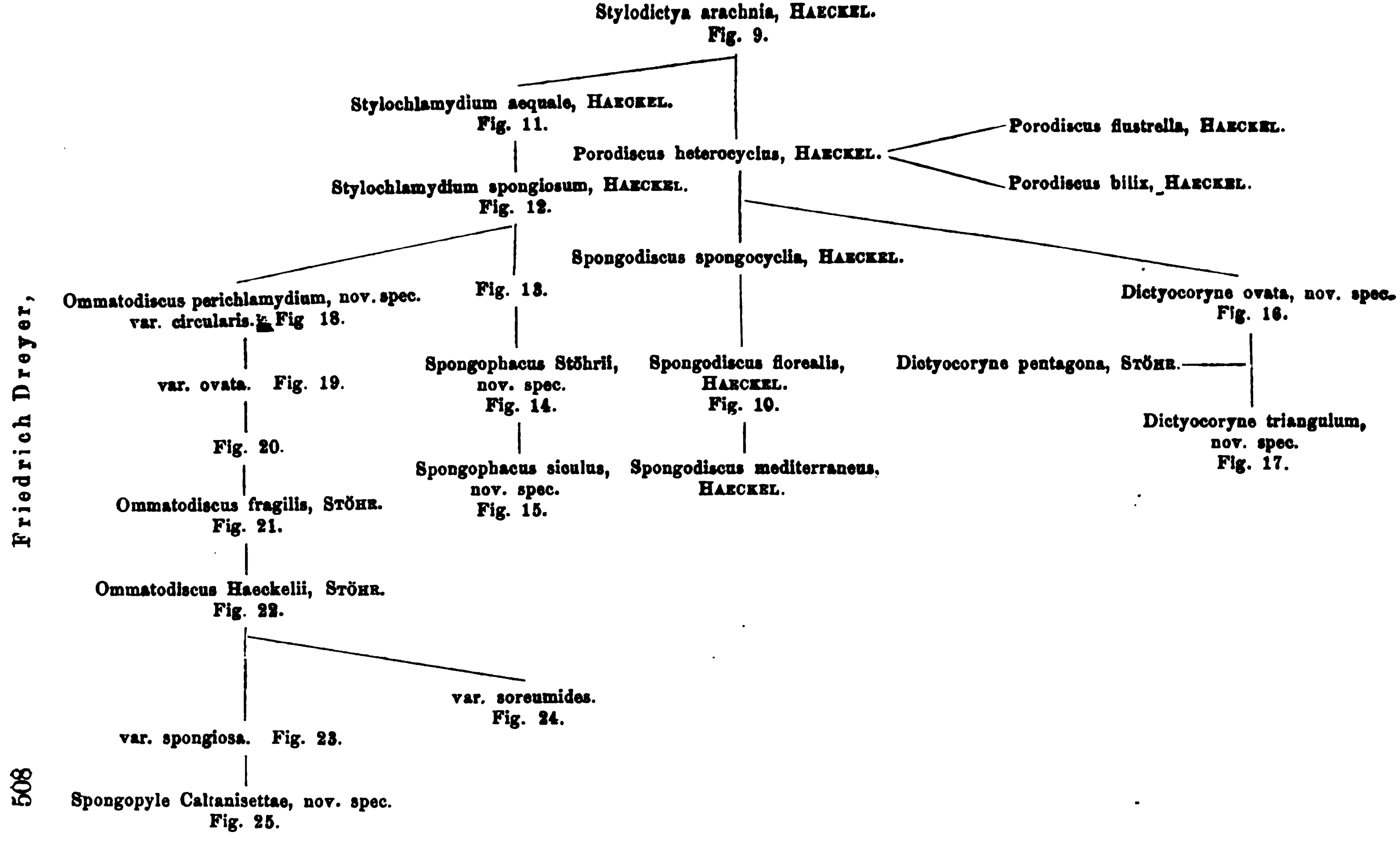
Durchmesser der Schale: 0,122 : 0,137.
Stärke der Schwammbalken: ca. 0,002.
Breite der Porenzwischenräume: durchschnittlich 0,005.
„ des Pyloms: 0,058.
Länge der Pylomstacheln: durchschnittlich 0,022.
Basalbreite der Pylomstacheln: ca. 0,004.

Ich bin am Ende der Darstellung der Discoideen der Tripelprobe angelangt. Dieselben sind sowohl die an Individuen als auch an Formen reichste Radiolariengruppe dieser Tripelablagerung.

Noch wichtiger ist jedoch der Umstand, daß die einzelnen Formen nicht unabhängig und isoliert voneinander dastehen, sondern kontinuierliche Reihen bilden. Wir konnten 4 solcher Formenreihen konstatieren und sahen, daß diese letzteren wiederum untereinander in Gestalt eines einheitlichen Stammbaumes, als dessen Äste sie sich darstellen, zusammenhängen. Das Resultat unserer Untersuchung fassen wir in der graphischen Form eines Stammbaumes noch einmal übersichtlich zusammen.

(Siehe Seite 508.)

Von der typischen Porodiscide Stylodictya arachnia gehen zunächst zwei einander parallel laufende Hauptstämme aus, in deren Verlauf sich derselbe Bildungsprozeß abspielt. In beiden Reihen läßt sich der Prozeß der spongiösen Degeneration Schritt für Schritt verfolgen von der regelmäßig gebauten Stylodictya arachnia an bis zu dem durch und durch gleichmäßig schwammigen Spongodiscus mediterraneus einerseits und Spongophacus siculus andererseits. Die Reihe von Stylochlamydium aequale bis Spongophacus siculus ist von ihrer Schwesterreihe nur durch ein neu hinzugekommenes Characteristicum, den Besitz eines hyalinen Randsaumes, unterschieden. Abgesehen von den beiden einzelnen Formen Porodiscus flustrella und P. bilix, welche sich an Porodiscus heterocyclus seitlich anschließen, entsendet jeder der beiden parallelen Hauptstämme einen Seitenast. Die kürzere dieser beiden Seitenreihen, welche sich von dem rechten Hauptstamm in der Gegend von Spongodiscus spongocyclia abzweigt, bringt die dreiarmige Form der Scheibe zur allmählichen Entwickelung. Der andere Seitenzweig, welcher sich an Stylochlamydium spongiosum des linken Hauptstammes anschließt, ist sehr lang und formenreich. Zunächst kommt während seines ganzen Verlaufes die bei Stylochlamydium spongiosum des Hauptstammes bereits begonnene spongiöse Degeneration zur weiteren Entwickelung und zum Abschluß, so daß in dem Endgliede dieser Seitenreihe, in Spongopyle Caltanisettae, eine ebenso vollständig schwammige Struktur erreicht wird wie bei Spongophacus siculus in der Stammreihe. In charakteristischer Weise ausgezeichnet ist jedoch die vorliegende Formenreihe dadurch, daß in ihr außerdem noch der pylomatische Formcharakter der Schale zu herrschender Entwickelung gelangt. Undeutliche und individuell schwankende Unterbrechungen des Randsaumes von Stylochlamydium spongiosum leiten uns allmählich zu dem typischen Pylom von Ommatodiscus perichlamydium hin-


Stylodictya arachnia, Haeckel.
Fig. 9.
Stylochlamydium aequale, Haeckel.
Fig. 11.
Porodiscus heterocyclus, Haeckel.
Porodiscus flustrella, Haeckel.
Porodiscus bilix, Haeckel.
Stylochlamydium spongiosum, Haeckel.
Fig. 12.
Spongodiscus spongocyclia, Haeckel.
Ommatodiscus perichlamydium, nov. spec.
var. circularis. Fig 18.
Fig. 13.
Dictyocoryne ovata, nov. spec.
Fig. 16.
var. ovata. Fig. 19.
Spongophacus Stöhrii,
nov. spec.
Fig. 14.
Spongodiscus florealis,
Haeckel.
Fig. 10.
Dictyocoryne pentagona, Stöhr.
Dictyocoryne triangulum,
nov. spec.
Fig. 17.
Fig. 20.
Spongophacus siculus,
nov. spec.
Fig. 15.
Spongodiscus mediterraneus,
Haeckel.
Ommatodiscus fragilis, Stöhr.
Fig. 21.
Ommatodiscus Haeckelii, Stöhr.
Fig. 22.
var. soreumides.
Fig. 24.
var. spongiosa. Fig. 23.
Spongopyle Caltanisettae, nov. spec.
Fig. 25.

über. Innerhalb dieser letztgenannten Anfangsart der in Rede stehenden pylomatischen Seitenreihe findet dann die mit der pylomatischen Ausbildung in Korrelation stehende monaxone Streckung der Schale in ganz allmählichen, zwischen der variatio circularis und ovata individuell schwankenden Übergangsformen statt. Bei den übrigen Formen der Reihe ist der pylomatisch-monaxone Formtypus zur konstanten Eigentümlichkeit geworden. Endlich ist noch zu erwähnen, daß der von der Stammreihe geerbte hyaline Randsaum der Scheibe von Ommatodiscus perichlamydium bis O. Haeckelii einer allmählichen Rückbildung unterliegt.

Ich habe mich nach Möglichkeit bemüht, den zusammenhängenden Formenkomplex der Discoideen im Vorstehenden möglichst genau zu schildern. Wir haben in demselben ein klassisches Beispiel eines lückenlosen, in allen seinen Einzelheiten verfolgbaren Stammbaumes vor uns, eine Trennung in einzelne Arten ist nur mit mehr oder weniger Willkür möglich und ausschließlich als Hilfsmittel einer systematischen Beschreibung anzusehen.

Ich wende mich nun im Folgenden zur Beschreibung der neuen in dem Tripel gefundenen Larcoideen.

21. Spirema Giltschii, nov. spec. Fig. 26 u. 26 a.

Subordo: Larcoidea, Haeckel. — Familia: Lithelida, Haeckel. — Subfamilia: Spiremida, Haeckel. — Genus: Spirema, Haeckel. — Subgenus: Spiremarium, Haeckel.

Die vorliegende Larcoidee hat im optischen Längsschnitt (Fig. 26 a) die äußere Gestalt einer an beiden Polen zugespitzten Ellipse resp. die körperliche Form einer Spindel. Wenn man von der kleinen Störung, die durch das äußere im Weiterwachsen begriffene vorstehende Ende des spiraligen Schalenmantels bedingt wird, absieht, sind neben der Hauptachse keine Kreuzachsen differenziert, sondern der Querschnitt der spindelförmigen Schale ist annähernd kreisrund. Die Schale besteht aus einem in einer einfachen Spirale um die Hauptachse aufgerollten Schalenmantel. An den beiden Polen legen sich die einzelnen Windungen zu einer Spindel zusammen, ähnlich dem analogen Gebilde in der Windungsachse der Schneckengehäuse; durch denselben Umstand werden dann auch nach außen die beiden polaren Zuspitzungen der Schale er-

zeugt. Die einzelnen Spiralumgänge des Schalenmantels werden gegenseitig gestützt durch Radialbalken, welche sich in dem spiraligen Hohlraum der Schale zwischen einer inneren und nächst äußeren Windung des Schalenmantels ausspannen. Der Kern der Schale ist sehr dunkel und schlecht sichtbar, es scheint jedoch eine einfache kugelige resp. elliptische Markschale den Ausgang des spiraligen Schalenmantels zu bilden. Sollte eine trizonale larnacillaförmige Markschale vorhanden sein, so würde die betreffende Form nach dem Haeckel'schen System in die Subfamilie der Larcospirida und in das Genus Larcospira zu verweisen sein. Die Poren der Schale sind unregelmäßig rundlich, von ungleicher Größe, im Durchschnitt doppelt so breit als die Zwischenbalken, die Oberfläche der Schale ist durch kurze Stachelspitzen und Höcker rauh. Quer- und Längsdurchmesser der Schale verhalten sich etwa zu einander wie 1 : 2.

Durchmesser der Schale: quer 0,080, längs 0,144.
Breite der Poren: durchschnittlich 0,004.
„ „ Balken: „ 0,002.

22. Larcopyle Drieschii, nov. spec. Fig. 27.

Subordo: Larcoidea, Haeckel. — Familia: Larcopylida, Dreyer [1]). — Genus: Larcopyle, Dreyer.

Die vorliegende Form ist eine Larcoidee mit centraler trizonaler larnacillaförmiger Markschale. Von der letzteren geht eine spiralige Wand aus, welche 2 Umgänge beschreibt, an der Stelle des Pyloms ist die äußere Windung unterbrochen. Die Spirale windet sich um die Sagittalachse (Haeckel) der Schale. Wenn man von dem Pylom absieht, würde diese Form daher in das Genus Pylospira Haeckel zu stellen sein, und zwar zeigt sie große Ähnlichkeit mit Pylospira octopyle Haeckel (Rep. pag. 698, plate 49, fig. 4). Da sie jedoch ein wohl ausgebildetes Pylom besitzt, ist sie in das Genus Larcopyle Dreyer zu verweisen [1]). Der Umriß der Scheibe ist ziemlich gleichmäßig kreisrund, der Scheibenrand ist von langen dünnen Radialstacheln umstellt. Dieselben sind leider fast alle mehr oder weniger weit abgebrochen, nach Schätzung mögen sie aber wohl zum Teil ca. die Länge des

---

1) Siehe Radiolarienstudien, Heft 1, S. 48 u. 49.

Scheibendurchmessers erreicht haben. Die Stacheln scheinen auf den Rand der Scheibe beschränkt zu sein, ganz sicher ließ es sich jedoch nicht konstatieren, daß auf der Scheibenfläche nicht etwa auch abgebrochene Stachelreste vorhanden waren. Von der trizonalen larnacillaförmigen Markschale strahlen zahlreiche dünne Radialbalken nach der Peripherie der Scheibe aus; diese Radialbalken, die Markschale und die Spiralumgänge sind nur als Schattenriß sichtbar. Die Poren des äußeren Schalenmantels sind rundlich und von ganz ungleicher Größe, etwa 3 mal so breit als die Zwischenbalken. Das Pylom ist von mittlerer Größe und gut ausgeprägt. Es liegt in der Verlängerung der Hauptachse der larnacillaförmigen Markschale und ist von schlanken, spitzen Stacheln umrahmt. Dieselben sind kürzer als die Stacheln des Scheibenrandes, etwa so lang wie der kleine Durchmesser der Markschale.

Durchmesser der Markschale: 0,047 : 0,060.
" " ganzen Scheibe: 0,140.
Durchschnittliche Dicke der Radialbalken, der Rand- und der Pylomstacheln: 0,003.
Länge der Randstacheln: durchschnittlich 0,060.
" " Pylomstacheln: " 0,036.
Breite der Poren: durchschnittlich 0,007.
" " Balken: " 0,003.
Durchmesser des Pyloms: 0,043.

23. Larcopyle spongiosa, nov. spec. Fig. 28 u. 28a.

Subordo: Larcoidea, Haeckel. — Familia: Larcopylida, Dreyer. — Genus: Larcopyle, Dreyer.

Die scheibenförmige Schale ist wie bei der vorhergehenden Form kreisrund und ziemlich stark bikonvex gewölbt. Die innere Struktur ist unregelmäßig und scheint auf dem Wege der Auflösung begriffen zu sein. Im Centrum ist zunächst allem Anscheine nach eine große larnacillaförmige Markschale vorhanden, dieselbe ist auch schon merklich unregelmäßig; in noch höherem Grade gilt dies aber von der von der Letzteren ausgehenden Spirale, welche, schon in hochgradiger degenerativer Auflösung begriffen, nur noch undeutlich erkennen läßt, daß ihre einzelnen Partieen von einer einfachen Spirale herstammen. In der ganzen Scheibe verstreut sind hin und wieder ganz schwache Reste von Radialbalken

zu erkennen. Der äußere Schalenmantel zeigt auch schon deutliche Hinneigung zu spongiöser Degeneration, seine Poren sind ganz unregelmäßig rundlich, im Durchschnitt 2—3mal so breit wie die Zwischenbalken. Das Pylom ist von mittlerer Größe und von kurzen unregelmäßigen Zähnchen umrahmt. Es zeichnet sich wenig vor dem übrigen Schalenrande aus und ist daher bei der Beobachtung leicht zu übersehen.

Durchmesser der Scheibe: 0,130.
Breite der Form: durchschnittlich 0,005.
„ „ Balken: „ 0,002.
„ des Pyloms: 0,032.
Länge der Zähnchen des Pylomrandes: ca. 0,005.

24. Larcopyle Herbstii, nov. spec. Fig. 29.

Subordo: Larcoidea, Haeckel. — Familia: Larcopylida Dreyer. — Genus: Larcopyle, Dreyer.

Diese Form besitzt in ihrer äußeren Erscheinung ziemliche Ähnlichkeit mit der vorhergehenden, auch die innere Struktur trägt wie bei jener deutliche Zeichen unregelmäßiger Degeneration zur Schau, läßt aber gleichwohl noch deutlich erkennen, daß ihre morphologische Grundlage eine andere ist als bei Larcopyle spongiosa. Zunächst ist im Centrum keine larnacillaförmige, sondern eine einfache kleine kugelrunde Markschale vorhanden. Von der letzteren geht dann eine doppelte Spirale aus, dieselbe löst sich aber nach kaum einem halben Umgange auf, und statt dessen finden wir in den peripheren Partieen der Scheibe zwei ovale Ringbalken. Dieselben zeigen eine deutliche Beeinflussung von seiten des Pyloms, welche darin besteht, daß sie in der Richtung nach dem Pylom zu, in der pylomatischen Achse der Schale, zugespitzt sind, sie weichen daher auch von der Kreisform des äußeren Schalenumrisses ab und nehmen Eiform an. Außerdem sind im Innern der Scheibe schwache Reste von Radialbalken sichtbar. Der äußere Schalenmantel, überall von kurzen Stachelspitzchen bedeckt, zeigt eine rauhe Oberfläche, seine Poren sind unregelmäßig rundlich, durchschnittlich 3mal breiter wie ihre Zwischenbalken. Das Pylom ist von einer niedrigen Stachelkrone umrahmt.

Durchmesser der Scheibe: 0,133.
Breite der Poren: ca. 0,006.
„ „ Zwischenbalken: ca. 0,002.

Höhe der Stachelspitzchen: ca. 0,007.
Durchmesser des Pyloms: 0,040.
Höhe der Stachelkrone desselben: 0,018.

Dies sind die beobachteten neuen Larcoidenformen, außer ihnen finden sich dann noch einige bereits bekannte Arten, wie Pylospira octopyle, Spirema melonia und Lithelius solaris.

Wenn wir von der ersten Form, Spirema Giltschii, absehen, so läßt sich eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den drei letzten neuen Arten nicht verkennen, was dieselbe Vermutung eines genetischen Zusammenhanges wachruft, wie bei den im Anfang beschriebenen kugeligen Sphäroideenformen, wodurch dann mit dem stattlichen Stammbaume der Discoideen zusammen 3 mehr oder weniger zusammenhängende Formenkomplexe konstatiert wären. Das einzige wesentliche Hindernis einer Vergleichung besteht nur in der verschiedenen Gestalt der Markschale, welche einmal, bei Larcopyle Drieschii und spongiosa, larnacillaförmig, das andere Mal dagegen, bei Larcopyle Herbstii, einfach kugelig ist. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich durch eine große Anzahl von Parallelformen, daß die bei Larcoideen vorkommende kugelige Markschale durch Reduktion einer larnacillaförmigen entstanden ist. Schon Haeckel spricht die Möglichkeit eines solchen Verhältnisses aus (Report, pag. 692): „In the present state of our knowledge we cannot say whether this simple medullary shell be a primary formation, or effected by secondary means, by reduction of a double Larnacilla-shaped medullary shell, which is constantly found in the Larcospirida. The species of this genus (as of all Lithelida) are difficult to distinguish, are transformistic, and incline very much to variations and abnormalities.“ Sollte sich diese schon jetzt höchst wahrscheinliche Vermutung durch genauere Untersuchung als richtig herausstellen, so würden wir es mit einem Fall von abgekürzter Entwicklung [1]) zu thun haben, die das Larnacillastadium repräsentierende, in der individuellen Entwickelung die Stammform der Larnacilla rekapitulierende larnacillaförmige Markschale würde ausgefallen sein, um einer einfachen kugeligen Markschale Platz zu machen. Es wäre dann eine phylogenetische Vergleichung der entsprechenden Parallelformen mit und ohne

1) Siehe „Radiolarienstudien“, Heft 1, S. 87—89, und F. Dreyer, Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen, Biolog. Centralblatt, 1889, Band IX, S. 342.

Larnacillaschale möglich, die letzteren würden von den ersteren phylogenetisch abzuleiten, aus denselben durch Abkürzung der Ontogenie entstanden sein.

Es wäre jedoch eine noch nähere Verwandtschaft der beiden in Rede stehenden Larcoideengruppen denkbar, es wäre möglich, daß dieselben in ein und demselben ontogenetischen Generationscyklus vereinigt wären, daß aus den Sporen ein und desselben Individuums teils Formen mit, teils solche ohne Larnacillaschale hervorgingen. Es würde dann ein ganz analoger Fall vorliegen, wie er in der Schwesterklasse der Thalamophoren schon lange unter dem Namen des Dimorphismus bekannt ist, wo, wie besonders bei Milioliden und Nummuliten, dieselbe Form teils mit kleiner, teils mit großer Embryonalkammer auftritt.

Durch die vorliegenden Befunde wird uns aber die Möglichkeit eines Vergleiches resp. einer genetischen Verknüpfung von noch zwei weiteren Larcoideengruppen an die Hand gegeben, nämlich der Formen mit und der entsprechenden ohne Pylom. Die 3 hier beschriebenen neuen Larcopyliden besitzen mehr oder weniger Ähnlichkeit mit entsprechenden nicht pylomatischen Arten, welche sich merkwürdigerweise auch in demselben Sediment konstatieren ließen. Am hervorstechendsten ist dies bei Larcopyle Drieschii und Pylospira octopyle (Haeckel, Report, plate 49, fig. 4), jedoch auch Larcopyle Herbstii und Spirema melonia (Haeckel, Report, plate 49, fig. 1) und Lithelius solaris (Haeckel, Report, plate 49, fig. 2) zeigen viel Übereinstimmung untereinander, und wenn man das oben über die verschiedene Form der Markschale Gesagte anerkennt, kann man auch Larcospira spongiosa mit in diesen Vergleich hineinziehen. Daß die Gruppen der pylomatischen Spumellarien, also auch die der Larcopyliden, keines natürlichen monophyletischen Ursprungs sind, sondern daß die Mehrzahl der pylomatischen Arten sich selbständig aus ebenso viel Formen ohne Pylom phylogenetisch entwickelt haben, ist mit Sicherheit anzunehmen [1]). Es ist daher auch natürlich, diese allgemeine Auffassung des phylogenetischen Verhältnisses auf die hier vorliegenden speziellen Fälle anzuwenden.

Es ist jedoch sogar möglich, daß auch hier ein noch näherer genetischer Zusammenhang vorliegt, daß bei diesen Formen das Pylom noch ein individuell schwankender, von äußeren Verhält-

---

1) Radiolarienstudien, Heft 1, S. 120—121.

nissen und Umständen abhängiger Charakter ist, der bei derselben Art bald fehlt, bald unter gegebenen günstigen Bedingungen sich ausbildet [1]). Hierfür spricht das gleichzeitige Vorkommen der einander entsprechenden Formen mit und ohne Pylom nebeneinander in demselben Sediment und der noch verhältnismäßig wenig ausgeprägte pylomatische Charakter der 3 neuen Larcopyliden. Es hat sich bei denselben infolge der Pylombildung noch keine verlängerte Hauptachse ausgebildet, und das Pylom selbst ist, besonders bei Larcopyle Herbstii und spongiosa, nur erst wenig ausgeprägt, es zeichnet sich kaum vor dem übrigen Rande der Scheibe aus und ist, wie schon bei der Beschreibung erwähnt wurde, bei der Beobachtung leicht zu übersehen. Wenn diese Möglichkeit eines engsten genetischen Zusammenhanges dieser Formen der Wirklichkeit entsprechen sollte, so würden Larcopyle Drieschii und Pylospira octopyle als Varietäten zu einer Art gehören und ebenso vielleicht Spirema melonia, Lithelius solaris, Larcopyle Herbstii und L. spongiosa. Es würde daraus hervorgehen, daß das Tripelmeer Bedingungen bot, welche der Ausbildung pylomatischer Varietäten besonders günstig waren, denn die drei pylomatischen Formen übertreffen durch die Anzahl der Individuen die übrigen Larcoideen bei weitem. Es würde uns in diesem Falle die Ablagerung eine Periode vorführen, in welcher sich der Entwickelungsprozeß der betreffenden Larcoideenformen noch auf dem Stadium der Varietätenbildung befand, zur Trennung in scharf voneinander gesonderte Arten würde dann erst ein angemessener geologischer Zeitraum führen.

Es ist sehr wünschenswert, daß die im Vorstehenden dargelegten Vermutungen noch durch eingehende Untersuchungen geprüft und eventuell bestätigt werden. Mir persönlich ist es schon nach meinen bisherigen Untersuchungen wahrscheinlich, daß sie im allgemeinen der Wahrheit entsprechen, und werde ich wahrscheinlich an einem passenden Orte meiner Radiolarienstudien näher auf diese ebenso wichtigen wie interessanten Punkte zurückkommen und hoffe außerdem, daß sich durch das oben Gesagte vielleicht auch andere Beobachter angeregt fühlen, näher auf diese Probleme einzugehen.

---

1) Radiolarienstudien, Heft 1, Abschnitt V, Über die Konstanz des Pyloms bei derselben Spezies und seine ontogenetische Entwickelung bei Radiolarien, S. 114—119.

Endlich möge noch die Beschreibung von 2 neuen in dem Tripel gefundenen und daselbst sehr häufigen Cyrtoideen folgen:

25. Dictyocephalus Rüsti, nov. spec. Fig. 30.

Subordo: Cyrtoidea, Haeckel. — Sectio: Dicyrtida, Haeckel. — Familia: Sethocyrtida, Haeckel. — Subfamilia: Sethocorida, Haeckel. — Genus: Dictyocephalus, Ehrenberg. — Subgenus: Dictyoprora, Haeckel.

Die Länge der beiden vorhandenen Glieder, Cephalis und Thorax, verhält sich etwa wie 1 : 5. Die Cephalis nimmt meist eine ungünstige, stark verdunkelte Lage ein, und ist ihre Struktur daher meist schlecht zu beobachten, sie scheint jedoch in der Regel strukturlos, d. h. hyalin und ohne Poren zu sein. Sie ist annähernd kugelig und scharf von dem thoracalen Gliede abgesetzt, ihre Breite verhält sich zu der des Thorax wie 1 : 3. Auch der Thorax ist mehr oder weniger hyalin, meist sind nur $^2/_3$ desselben mit Poren versehen, während sein oraler Pol inkl. Peristomwall vollständig hyalin ist und der Poren entbehrt. Die Wand des Thorax ist von mittlerer Stärke, die Poren sind rund, von annähernd gleicher Größe, etwa so breit wie die Zwischenbalken und in Spirallinien angeordnet. Das Pylom ist etwa halb so breit wie der Thorax und von einem hohen Peristomwall umgeben. Von dieser häufigen Art kommen zuweilen Varietäten vor, welche von der eben beschriebenen Regel in diesem oder jenem Punkte etwas abweichen, so kam ein Individuum zur Beobachtung, bei welchem der Peristomwall fehlte und der Thorax glockenförmig nach unten weit offen war. Eine solche Form würde eigentlich in eine andere Gattung des Haeckel'schen Systems gehören, wenn nicht in diesem Falle ihre Zugehörigkeit als Varietät zu dieser Art klar zu Tage träte. Auch begegnet man Schwankungen in dem Grössenverhältnis des perforierten zum undurchbohrt-hyalinen Teile des Thorax. Zuweilen sind die Poren von mäßig hohen Leistenwällen umgeben.

Länge der Cephalis: 0,014.
„ des Thorax: 0,072.
Breite der Cephalis: 0,029.
„ des Thorax: 0,080.
Durchmesser des Pyloms: 0,040.
Höhe des Peristomwalles: 0,012.

Dicke der Schale: ca. 0,005.
Breite der Poren: ca. 0,005.
„ „ Zwischenbalken: ca. 0,005.

26. Dictyomitra Caltanisettae, nov. spec. Fig. 31.

Subordo: Cyrtoidea, HAECKEL. — Sectio: Stichocyrtida, HAECKEL. — Familia: Lithocampida, HAECKEL. — Subfamilia: Stichocorida, HAECKEL. — Genus: Dictyomitra, ZITTEL. — Subgenus: Dictyomitrissa, HAECKEL.

Die konische Schale verbreitert sich bis zum 3. Gliede bedeutend, von da an jedoch nur noch sehr wenig. In der Länge resp. Höhe stimmen die Cephalis, das 2. und 4. und 5. Glied ziemlich überein, das 3. Glied dagegen ist etwa doppelt so lang. Die Cephalis ist halbkugelig und meist gleichmäßig hyalin und strukturlos, hin und wieder auch von kleinen Poren durchbohrt. Die Poren der Schale sind kreisrund und untereinander von ungefähr gleicher Größe, die des thoracalen Gliedes sind etwas kleiner als die der folgenden Glieder. Die Poren sind gleichmäßig über die ganze Schale in Längs- und Spirallinien angeordnet und so breit bis etwas breiter als die Zwischenbalken. Transversalstrikturen, welche die einzelnen Glieder voneinander trennen, sind äußerlich fast gar nicht ausgeprägt, sondern bestehen der Hauptsache nach aus schmalen inneren Septalringen. Die Schalenwand ist von nur mäßiger Stärke, die Oberfläche der Schale ist vollkommen glatt. Diese Form scheint Dictyomitra demersissima HAECKEL nahe zu stehen, nur sind, abgesehen von anderen Abweichungen, ihre Dimensionen bei weitem ansehnlicher. — Von dieser überaus häufigen Art kommen hin und wieder Varietäten und Bildungsabweichungen vor, so ist zuweilen statt des 3. das 2. Glied stärker ausgebildet und am längsten. Andererseits kam ein Individuum zur Beobachtung, bei welchem die 2. Transversalstriktur nicht transversal, sondern schräg spiralig verlief, und ebenso wie allem Anscheine nach unausgewachsene Exemplare mit weniger als 5 Glieder vorkommen, fanden sich auch welche mit 6 Gliedern. Zuweilen sind auch die Transversalstrikturen richtige tiefe Einschnitte, zwischen denen sich die einzelnen Kammern hervorwölben.

Länge der ganzen Schale (5 Glieder): 0,144.
„ „ Cephalis und des 2., 4. und 5. Gliedes: 0,022.
„ des 3. Gliedes: 0,051.

Breite der Cephalis: 0,022.
„ des 2. Gliedes: 0,047.
„ „ 3., 4. und 5. Gliedes: durchschnittlich 0,072.
Dicke der Schalenwand; 0,003.
Breite der Poren: durchschnittlich 0,004.
„ „ Zwischenbalken: durchschnittlich 0,004.

III. Abschnitt.

Die Radiolarienfauna der Tripoli von Caltanisetta.

Nachdem ich im vorhergehenden Abschnitt die neuen und besonders interessanten schon bekannten Formen und zusammenhängenden Formenkomplexe einer eingehenden morphologischen Betrachtung unterzogen habe, will ich in diesem Abschnitte dazu übergehen, die gesamte Radiolarienfauna der Tripoli von Gessolungo, die neuen sowohl als auch sämtliche zur Beobachtung gekommmene bekannte Arten von faunistischem Gesichtspunkten aus zu schildern. Ich werde damit beginnen, eine tabellarische Übersicht aller beobachteten Radiolarienarten zu geben.

(Siehe Seite 519—521.)

Es läßt sich nicht verkennen, daß die Radiolarienfauna unserer Tripelprobe viel Ähnlichkeit mit der von Stöhr gegebenen Tripelfauna hat, der allgemeine Habitus beider Faunen ist, wie sich erwarten ließ, derselbe, was jedem aus der Vergleichung der Stöhrschen Arbeit mit der meinigen klar werden wird. Eine ins einzelne gehende direkte Vergleichung beider Faunen ist jedoch deshalb nicht statthaft, und habe ich daher auch davon Abstand genommen, weil es sich bei den Stöhr'schen Radiolarien überhaupt nicht um eine reine Lokalfauna handelt, wie dies bei mir der Fall ist, sondern viele einzelne Lokalfaunen vermengt behandelt werden, so daß der Charakter jeder einzelnen derselben natürlich nicht wie in unserem Falle erkennbar ist. Aus demselben Grunde ist natürlich auch die von Stöhr beschriebene Menge der Arten eine

Laufende Nummer	Neue Arten	Bereits bekannte Arten	Artnamen	Häufigkeit in der Tripelprobe	Schon früher beobachtet:	
					recent	fossil
1		1	Cenosphaera antiqua, HAECKEL.	Von mittl. Frequenz.	Kosmopolitisch; Atlantischer u. Pacifischer Ozean, Challenger-Stat. 332, 225 etc.	Jura, cretacisch, tertiär (DUNIKOWSKI, STÖHR).
2	1		Cenosphaera problematica, nov. spec.	Häufig.		
3		2	Carposphaera nobilis, HAECKEL.	Sehr häufig.	Kosmopolitisch; Atlantischer, Indischer u. Pacifischer Ozean.	Jura, cretacisch, tertiär (Barbados, EHRENBERG).
4	2		Carposphaera Waltheri, nov. spec.	„		
5	3		Thecosphaera Zittelii, nov. spec.	„		
6	4		Pharyngosphaera sicula, nov. spec.	Selten.		
7	5		Haliomma hystrix, nov. spec.	Häufig.		
8	6		Prunopyle longiseta, nov. spec.	Von mittl. Frequenz.		
9		3	Prunulum fenestratum, HAECKEL.	Häufig.		Tertiär von Sizilien (Grotte, STÖHR; Caltanisetta, HAECKEL).
10		4	Cyphanta circopora, HAECKEL.	Von mittl. Frequenz.	Central-Pacifischer Ozean, Challenger-Stat. 266.	
11		5	Cyphonium virgineum, HAECKEL.	Häufig.	Westlicher Tropisch-Pacifischer Ozean, Challenger Stat. 225.	
12		6	Porodiscus flustrella, HAECKEL.	„	Kosmopolitisch; Atlantischer u. Pacifischer Ozean.	
13		7	Porodiscus heterocyclus, HAECKEL.	Sehr häufig.	Kosmopolitisch; Mittelmeer, Atlantisch. u. Pacifisch. Ozean.	Tertiär von Barbados und Sizilien (Grotte, STÖHR).
14		8	Porodiscus bilix, HAECKEL.	Häufig.		Tertiär von Sizilien (Grotte, STÖHR).

Laufende Nummer	Neue Arten	Bereits bekannte Arten	Artnamen	Häufigkeit in der Tripelprobe	Schon früher beobachtet: recent	Schon früher beobachtet: fossil
15		9	Ommatodiscus Haeckelii, Stöhr.	Häufig.		Tertiär von Sizilien (Grotte, Stöhr; Caltanisetta, Haeckel).
16		10	Ommatodiscus fragilis, Stöhr.	"	Tropisch-Atlantischer u. Pacifischer Ocean, Challenger-Stat. 353, 265 etc.	Tertiär von Barbados u. Sizilien (Grotte, Stöhr).
17	7		Ommatodiscus perichlamydium, nov. spec.	Sehr häufig.		
18		11	Stylodictya arachnia, Haeckel.	"	Kosmopolitisch; Mittelmeer, Atlantischer, Indischer u. Pacifischer Ocean.	
19	8		Stylodictya armata, nov. spec.	Selten.		
20		12	Stylochlamydium aequale, Haeckel.	Sehr häufig.		Tertiär von Sizilien (Grotte, Stöhr).
21		13	Stylochlomydium spongiosum, Haeckel.	"	Central-Pacifischer Ocean, Challenger-Stat. 268.	Tertiär von Barbados u. Sizilien (Grotte, Stöhr).
22		14	Spongodiscus mediterraneus, Haeckel.	"	Mittelmeer (Messina, Haeckel).	Tertiär von Sizilien (Grotte, Stöhr).
23		15	Spongodiscus spongocyclia, Haeckel.	"		Tertiär von Sizilien (Grotte, Stöhr) und Barbados (Haeckel).
24		16	Spongodiscus florealis, Haeckel.	"		Tertiär von Sizilien (Grotte, Stöhr).
25	9		Spongophacus Stöhrii, nov. spec.	Häufig.		
26	10		Spongophacus siculus, nov. spec.	"		
27		17	Dictyocoryne pentagona, Stöhr.	"		Tertiär von Sizilien (Grotte, Stöhr).
28	11		Dictyocoryne ovata, nov. spec.	Sehr häufig.		
29	12		Dictyocoryne triangulum, nov. spec.	Häufig.		

30	13		Spongopyle Caltanisettae, nov. spec.	Von mittl. Frequenz.		
31		18	Spirema melonia, HAECKEL.	Selten.	Central-Pacifischer Ozean, Challenger-Stat. 271.	
32	14		Spirema Giltschii, nov. spec.	"		
33		19	Lithelius solaris, HAECKEL.	Von mittl. Frequenz.	Central-Pacifischer Ozean, Challenger-Stat. 266—272.	
34		20	Pylospira octopyle, HAECKEL.	Selten.	Nord-Pacifischer Ozean, Challenger-Stat. 253.	
35	15		Larcopyle Drieschii, nov. spec.	"		
36	16		Larcopyle spongiosa, nov. spec.	Von mittl. Frequenz.		
37	17		Larcopyle Herbstii, nov. spec.	"		
38	18		Dictyocephalus Rüsti, nov. spec.	Sehr häufig.		
39	19		Dictyomitra Caltanisettae, nov. spec.	"		
40		21	Dictyocha fibula, EHRENBERG.	"		Tertiär von Barbados, Oran, Griechenland, Sizilien etc. (EHRENBERG).
41		22	Dictyocha epiodon, EHRENBERG.	"		Tertiär von Nord-Amerika (Miocene Tripel v. Richmond, Virginia etc. EHRENBERG).
42		23	Dictyocha stapedia, HAECKEL.	Selten.	Cosmopolitisch; Atlantischer, Pacifischer, Indischer Ozean, in den wärmeren Regionen, Challenger-Stat. 159, 244, 266—272, 318, 352 etc.	
43		24	Dictyocha rhombus, HAECKEL.	"	Nord-Atlantischer Ozean: Faröer-Kanal, Golfstrom (MURRAY).	
44		25	Distephanus speculum, HAECKEL.	Sehr häufig.	Kosmopolitisch; Mittelmeer, Atlantischer, Indischer, Pacifischer Ozean.	Tertiär von Barbados, Sizilien etc. (EHRENBERG, STÖHR).
45		26	Distephanus ornamentum, HAECKEL.	"		Tertiär von Sizilien (Caltanisetta, EHRENBERG).
46		27	Distephanus aculeatus, HAECKEL.	Selten.	Mittelmeer u. Atlantischer Ozean, Challenger-Stat. 352.	Tertiär der Mittelmeerländer (Griechenland und Sizilien; EHRENBERG, STÖHR).

größere [1]); dies tritt besonders bei den Cyrtoideen hervor, von denen Stöhr 39, ich nur 2 anführen kann.

An Individuen sowohl als auch an Formen bei weitem am reichsten sind in unserem Tripelsediment die Discoideen. Eine mittlere Stelle in dieser Beziehung nehmen dann die Sphaeroideen, Prunoideen und Larcoideen ein. Von Cyrtoideen sind, wie aus der Tabelle ersichtlich, nur 2 Arten vorhanden, die jedoch dafür sehr häufig sind, Dictyomitra Caltanisettae kann man sogar wegen ihrer Häufigkeit als tonangebend für den Charakter der Fauna des Sediments und gleichsam als Leitfossil für das letztere ansehen. Außerdem wurde noch eine Zygospyride beobachtet, dieselbe ließ sich aber wegen ihres zerbrochenen Zustandes nicht näher bestimmen. Endlich ist noch das ganze Sediment durchmengt mit einer großen Menge von Skelettelementen von Dictyochiden aus den Gattungen Dictyocha und Distephanus. Es ist aber klar, daß man die Zahl der zur Bildungszeit des Sedimentes vorhanden gewesenen Phäodarienindividuen nicht nach der Menge der von ihnen hinterlassenen Skelettelemente schätzen kann, wie bei den übrigen Radiolarienskeletten. Ein eigentliches Radiolarienskelett entspricht einem lebenden Radiolar, während zu einem Dictyochiden-Individuum eine große Menge von einzelnen Skelettelementen gehört. Die Zahl der ja auch in anderen fossilen und recenten Sedimenten so überaus häufigen Dictyochidenspicula muß also natürlich mit der Durchschnittszahl der zu einem Weichkörper gehörigen Elemente dividiert werden, um die Zahl der Radiolarienindividuen zu erhalten, wodurch die anscheinende Häufigkeit stark reduziert wird. — Außer den vollständigen und bestimmbaren Radiolarienschalen finden sich auch unausgewachsene kleine Jugendstadien und zahlreiche Bruchstücke.

Das Merkwürdigste und Interessanteste bei unserer Radiolarienfauna besteht jedoch darin, daß von den formen- und individuenreichsten Gruppen die Discoideen, Sphaeroideen und Larcoideen nicht aus einer Menge unvermittelt neben- und durcheinander vorkommender Arten bestehen, sondern zusammenhängende Formenkomplexe resp. vollständig kontinuierliche Stammbäume repräsen-

---

1) „Aufser den Tripoli von Grotte habe ich noch eine ganze Reihe anderer sizilianischer Tripoli untersucht, so von Cannetone, Stretto, Sinatra, Cozzo d'oro, Comitini, S. Giuseppe; alle diese aus der Provinz Girgenti; dann solche von Caltanisetta und Licata." — Stöhr, l. c. pag. 72.

tieren. Am schönsten konnten wir dies bei dem stattlichen Stammbaume der Discoideen beobachten, und bei den Sphaeroideen und Larcoideen machte eine große verwandtschaftliche Ähnlichkeit der einzelnen Arten deren genetischen Zusammenheng wenigstens höchst wahrscheinlich. Diese 3 zusammenhängenden Formenkomplexe zusammen mit den einzelnen besonders häufigen Formen wie den beiden Cyrtoideen und den Dictyochiden bilden den eigentlichen Grundstock der Fauna, im Verhältnis zu welchem sich einzelne isoliert stehende seltene Arten wie fremde, unbedeutende Hinzuthaten verhalten. Wahrscheinlich hat sich unsere Tripelfauna in ziemlicher Isoliertheit und Abgeschlossenheit nach außen entwickelt, die Menge der Formen ist eine geringe im Verhältnis zum offenen, zusammenhängenden Ozean. Nach dem verschiedenen Grade des Individuen- und Formenreichtums kann man vermutlich drei Etappen der Einwanderung von außen in dies isolierte und nach außen wahrscheinlich ziemlich abgeschlossene Faunengebiet, vermutlich einen Meerbusen (siehe Abschnitt V), unterscheiden. Die ältesten Bestandteile unserer Fauna sind vermutlich die den 3 Formenkomplexen der Discoideen, Sphaeroideen und Larcoideen zu Grunde liegenden Stammformen. Erst später sind dann wahrscheinlich die zwar isoliert stehenden, aber durch ihre Individuenmenge tonangebenden Arten hinzugekommen, wie die beiden Cyrtoideenarten, die häufigen Arten der Dictyochiden und allenfalls noch Prunulum fenestratum, Cyphonium virgineum. Dieselben haben sich infolge vorhandener günstiger Lebensbedingungen zwar schon stark vermehrt, sind aber jedenfalls immerhin noch nicht lange genug in unserem Faunengebiet vorhanden, als daß sie sich in verschiedene Arten hätten trennen und zu mehr oder weniger zusammenhängenden Formenkomplexen entwickeln können. Der Anfang hierzu scheint jedoch auch schon in den verschiedenen individuellen Varietäten der beiden Cyrtoideen, Dictyocephalus Rüsti und Dictyomitra Caltanisettae (siehe die Beschreibung derselben) gemacht zu sein. Die vereinzelten seltenen und weniger häufigen Arten endlich sind als Neulinge in unserer Fauna zu betrachten, die wahrscheinlich erst vor relativ kurzer Zeit von auswärts neu hinzugekommen sind.

Was den Artenreichtum anbetrifft, so macht unsere Tripelfauna gegenüber der Radiolarienfauna anderer fossiler Sedimente, wie z. B. derjenigen von Barbados, und besonders im Verhältnis zu den rezenten Tiefseeablagerungen einen beinahe ärmlichen Ein-

druck. Durch die nähere Untersuchung derselben sind wir aber gleichwohl, wie hoffentlich aus diesem und dem vorhergehenden Abschnitt hervorgeht, zu schönen faunistischen und morphologischen Resultaten gelangt, ja die beschränkte Formenmenge unserer Tripelprobe ist sogar der Grund für diese günstigen Untersuchungsergebnisse, denn während große Formenmengen blendend und verwirrend wirken und die systematische Untersuchung erschweren, gestattet eine weniger reiche und verwickelte Fauna viel eher einen befriedigenden Einblick in ihre morphologischen und faunistischen Eigentümlichkeiten.

IV. Abschnitt.

Die übrigen organischen Bestandteile des Sedimentes.

Die Thalamophoren sind in großer Individuenmenge, aber beinahe ausschließlich nur durch Globigerinen vertreten. Die Größe der Globigerinenschalen ist recht verschieden, sie schwankt zwischen 0,03 und 0,38 mm, alle scheinen jedoch verschieden große Exemplare ein und derselben Art zu sein. Ich hatte leider keine Gelegenheit, die spezielle Bestimmung dieser Globigerinen mit der nötigen Sicherheit vornehmen zu können, weshalb ich es lieber ganz unterlassen habe. Globigerinenschalen von den verschiedensten Grössen sind auf den Gesichtsfeldern B und C in großer Anzahl sichtbar, die größeren Individuen sind auf Gesichtsfeld C, da sie beträchtlich dicker sind als der Dünnschliff, von einer oder von beiden Seiten aufgeschliffen, so daß man teilweise nur ihren äußeren Umriß resp. ihre innere Höhlung sieht. Ebenso scheinen die größten Exemplare durch das unten zu schildernde Zerkleinerungsverfahren mit schwefelsaurem Natron mit zersprengt zu werden, da ihre großen Kammerhöhlen der Bildung von Krystallen jedenfalls zu viel Spielraum gestatten, es finden sich daher auch auf Gesichtsfeld B nur kleine und mittelgroße Exemplare, während poröse Schalenbruchstücke, die jedenfalls den zersprengten größten Exemplaren, den großen Globigerinenhöhlen im Dünn-

schliff (Gesichtsfeld C) entsprechend, angehören, sich hie und da verstreut vorfinden. — Neben den Globigerinen kommen dann auch hin und wieder Rotalien und verwandte Formen vor und ganz vereinzelt endlich eine Textilarie (*T* auf Gesichtsfeld B).

Die Diatomeen machen bei weitem den Hauptbestandteil des Sedimentes aus. Ihre spezielle Beschreibung würde hier zu weit führen, wäre mir auch nicht gut möglich gewesen, da mir hierzu die nötige Spezialkenntnis abgeht. Gesichtsfeld A giebt einen ungefähren Begriff von dem Charakter der Diatomeenfauna, Gesichtsfeld B und C sind dagegen bei zu schwacher Vergrößerung gezeichnet, als daß einzelne Diatomeen darauf deutlich zu erkennen wären.

Skelettelemente von Spongien finden sich in verschiedenen Formen überall verstreut vor. Besonders charakteristisch sind die kugel- resp. morgensternförmigen Kieselkörper, wie ein solcher in der Mitte von Gesichtsfeld A neben dem Cyrtoideenköpfchen dargestellt ist. (Vergleiche hierzu auch das bei Cenosphaera problematica in Abschnitt II Gesagte.)

„Außer den mikroskopischen Formen (Radiolarien, Diatomeen, Spongien, Foraminiferen) finden sich in den Tripoli die organischen Reste einiger Pflanzen: Algen und eingeschwemmte Landpflanzen, und sehr viele Fische: neben Meeresfischen auch viele Süßwasserfische.“ (Stöhr, loc. cit. pag. 72.) Diese Stöhr'schen Angaben kann ich infolge eigener Beobachtung bestätigen. Wenn man bei dem geschichteten, blätterigen Tripelgestein durch Spalten zufällig eine günstige Ebene trifft, kann man die Oberfläche mit Pflanzenresten, Stengeln u. dgl. mehr oder weniger dicht bedeckt finden. Auf dieselbe Weise hat man oft Gelegenheit, Fischreste zu konstatieren, gar nicht selten sogar vom Kopf bis zum Schwanz im Zusammenhang erhaltene Fische, bei denen der Schädel, die Kiefer, die Wirbelsäule, der Schwanz und die Beschuppung in ihrer ursprünglichen Anordnung noch leidlich zu erkennen sind. Diese Pflanzen- und Fischreste haben im Gegensatz zu der grau-weißen Farbe des Gesteins eine braune Färbung. Mit isolierten Fischschuppen ist das ganze Sediment vollständig durchsetzt, dieselben bedecken die Spaltungsflächen des im trockenen Zustande weißen Gesteins als braune Flecken von etwa 1—5 mm Durchmesser, ebenso bedecken die Bruchstücke dieser Schuppen bei mikroskopischer Betrachtung als gelbbraune gerippte Lamellen (*S* auf Gesichtsfeld B) das Gesichtsfeld und sind in entsprechender Weise

auch im Dünnschliff (im Querdurchschnitt) sichtbar (*S* auf Gesichtsfeld C). Durch Behandlung mit Säure werden diese organischen Fisch- und Pflanzenreste zerstört. Auch wenn man ein Tripelsandstück quer durchschneidet, sieht man die organischen Fisch- und Pflanzenreste im Querschnitt als dünne Schichten von brauner Farbe und verschiedener horizontaler Ausdehnung.

V. Abschnitt.

Die Beschaffenheit des Tripelgesteines von Caltanisetta (Gessolungo) und die Natur des Tripelmeeres.

„Die große Mehrzahl der fossilen Radiolarien, welche bis jetzt beschrieben worden sind, gehört der cänozoischen oder Tertiär-Zeit an, und zwar ihrem mittleren Abschnitte, der Miocän-Periode. Während dieser Periode wurde das reichhaltigste und wichtigste von allen Radiolarien-Gesteinen abgelagert, der reine „Polycystinen-Mergel" von Barbados, ferner derjenige von Grotte in Sizilien und der Thon der Nikobaren-Inseln. Außer diesen reinen Radiolarien-Gesteinen, welche man als „fossilen Radiolarien-Schlamm erster Klasse" betrachten darf, sind neuerdings viele tertiäre, teils tripel- oder mergelartige, teils thonartige Gesteine von weit entfernten Gegenden der Erde bekannt geworden, welche Radiolarien in größerer oder geringerer Menge einschließen. Dahin gehören vor allem viele Küstenteile und Inseln des Mittelmeeres, und zwar sowohl die Südküste von Europa (Sizilien, Calabrien, Griechenland), als die Nordküste von Afrika (von Oran bis Tripoli). Die ausgedehnten „Tripoli-Schichten", welche in diesem mediterranen Tertiär-Gebirge sich finden, gehören dem oberen Miocän (der „Tortana-Stufe")[1] an und bestehen teils aus kalkreichem, kreideähnlichem Mergel, teils gehen sie in plastischen Thon oder Kiesel-

1) Sulla posizione geologica del Tufo e del Tripoli nella zona solfifera di Sicilia. — Bolletino del R. Comitato geologico d'Italia, 1878, fasc. 11, 12.

guhr über. Ähnliche tertiäre Polycystinen-Gesteine sind auch an einzelnen Punkten von Amerika aufgefunden (Polierschiefer von Morro di Mijellones, an der Küstengrenze zwischen Chile und Bolivia in Südamerika und in Nordamerika Richmond und Petersburg in Virginien, Piscataway in Maryland, auch auf den Bermudas-Inseln finden sich dergleichen); wahrscheinlich besitzen dieselben eine sehr weite Verbreitung". (Haeckel, Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien, S. 138.)

„Als Radiolarien-Mergel oder Polycystinen-Mergel (richtiger oft als „Polycystinen-Tripel" zu bezeichnen) betrachten wir jene weichen, zerreiblichen, kalkreichen, aber großenteils aus den Kieselschalen von Spumellarien und Nassellarien zusammengesetzten Gesteine, deren bekanntester Typus der kreideähnliche Mergel der Antillen-Insel Barbados ist. Der tertiäre Gebirgsstock dieser Insel, der sich im Mount Hillaby zu 1147 Fuß Meereshöhe erhebt und ungefähr 15 800 engl. Acker Flächeninhalt hat, besteht zum größten Teile aus dieser merkwürdigen Felsmasse. Der größte Teil derselben erscheint als ein weicher, erdiger, oft kreideähnlicher Mergel mit bedeutendem, aber an verschiedenen Stellen ziemlich verschiedenem Kalkgehalt. Diejenigen Proben, welche zur größeren Hälfte aus den wohlerhaltenen Kiesel-Schalen von Polycystinen bestehen, werden sehr ähnlich dem Tripel und Kieselguhr; der Kalkgehalt tritt hier sehr zurück. Diejenigen Proben hingegen, welche den größten Kalk-Gehalt aufweisen, nähern sich in ihrer mürben Beschaffenheit sehr der gewöhnlichen Schreibkreide und bestehen zur größeren Hälfte aus den Kalk-Schalen von Polythalamien und deren Trümmern (nur wenige Arten, aber Massen von Individuen, größtenteils kleine Fragmente, dazwischen sehr feiner amorpher Kalk-Mulm). Sie können als „fossiler Globigerinen-Schlamm" betrachtet werden. In einer dritten Gruppe von Barbados-Proben ist der Gehalt an Bimstein-Trümmern und anderen vulkanischen Produkten überwiegend; der Thon-Gehalt wird sehr bedeutend; diese gehen teils in Thonmergel oder wirklichen Thon über, teils in feinen vulkanischen Tuff. Eine vierte Gruppe von Proben geht in eine gröbere, sandsteinartige, oft eisenschüssige Gebirgsmasse über; obgleich wohlerhaltene Polycystinenschalen hierin seltener sind, läßt sich ihre Zusammensetzung doch großenteils auf Trümmer und metamorphische Reste derselben zurückführen. Die Farbe dieser letzteren, bald mehr in Sandstein, bald mehr in Thon übergehenden Barbados-Mergel ist meistens dunkler, grau, braun, bis-

weilen rot, an einigen Stellen schwarz (bituminös). Hingegen sind die reineren Radiolarien-Mergel der beiden ersten Gruppen, welche sich bald mehr der weißen Kreide, bald mehr dem Kieselguhr nähern, hell gelblich oder selbst rein weiß. Dieselbe Beschaffenheit zeigen auch die gelblichen oder weißen, sehr leichten und zerreiblichen Polycystinen-Mergel von Sizilien, welche in Caltanisetta sich mehr der Schreibkreide, in Grotte mehr dem Kieselguhr nähern. Hingegen gehen dieselben in Griechenland (Aegina, Zante etc.) oft in plastischen Thon über, ebenso im Badener Tegel des Wiener Beckens. In Nord-Afrika, an dessen Mittelmeer-Küste der Radiolarien-Mergel sehr weit verbreitet zu sein scheint (von Tripoli bis Oran), geht derselbe teils in wirklichen festen Polierschiefer über, teils in feinpulverige Kieselguhre oder Tripel (Terra tripolitana)." (Haeckel, Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien, S. 142—143.)

„Die mediterranen Radiolarien-Mergel scheinen, nach den bisherigen unvollkommenen Angaben zu urteilen, längs eines großen Teiles der Mittelmeer-Küste im jüngeren und mittleren Tertiär-Gebirge verbreitet zu sein; denn sie finden sich in ähnlicher Zusammensetzung an weit entfernten Stellen, in Sizilien, Calabrien, Zante und Griechenland, in Nord-Afrika von Tripoli bis Oran und vermutlich noch viel weiter. Ehrenberg hat bereits 1854 hierüber in seiner Mikrogeologie eine Reihe von wichtigen, wenn auch sehr unvollständigen Mitteilungen gegeben, über den „kreideartigen weißen Kalkmergel von Caltanisetta" (Taf. XXII), den „Plattenmergel von Zante" (Taf. XX), den „plastischen Thon von Aegina" (Taf. XIX) und den „Polierschiefer von Oran" (Taf. XXI). Schon Stöhr hat 1880 in seiner gründlichen Beschreibung der Tripoli von Grotte in Sizilien nachgewiesen, daß die Radiolarienfauna dieser Tripoli weit reicher ist, als Ehrenberg annahm. Dasselbe finde ich im Tripel von Caltanisetta, und teilweise auch im Badener Tegel des Wiener Beckens. Am reichsten scheint aber der reine, kieselguhr-artige Tripel von Oran zu sein; eine kleine Probe, die mir kürzlich Herr Prof. Steinmann in Freiburg i. B. mitteilte, enthielt viele, noch unbeschriebene neue Arten und war mindestens so reich wie der reinste Barbados-Mergel." (Haeckel, Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien, S. 144.)

Zur allgemeinen Orientierung über die Verbreitung und Natur der tertiären Radiolariensedimente überhaupt schien es mir am zweckmäßigsten, die vortreffliche zusammenfassende Darstellung,

welche HAECKEL in seiner Monographie von dem heutigen Standpunkte unserer Kenntnis dieses Gegenstandes giebt, der Hauptsache nach im Vorstehenden wörtlich vorauszuschicken. Im Folgenden gehe ich nun zur speziellen Schilderung der an meinem Tripelmaterial erhaltenen Befunde über.

Das Tripelgestein von Gessolungo hat im trockenen Zustande eine schmutzig-weiße Farbe, von der sich die eingelagerten Fisch- und Pflanzenreste durch ihre rotbraune Färbung scharf abheben; im angefeuchteten Zustande nimmt der Tripel eine etwas dunklere, grau-gelbe Farbe an. Er ist sehr leicht und wegen seiner porösen Beschaffenheit imstande, große Mengen von Wasser in sich aufzusaugen, klebt daher auch im trockenen Zustande beim Lecken an der Zunge. Das Gestein hat, wie schon die früheren Autoren angeben, kreideartige Konsistenz, färbt beim Darüberwischen durch feines mehliges Pulver weiß ab und zeigt typische blätterige Schichtung. Um den Prozentsatz von Kieselsäure und kohlensaurem Kalk zu erfahren, schlug ich folgenden Weg ein: Ich entnahm von jedem der 3 mir zur Verfügung stehenden Handstücke eine Probe und unterzog dieselben einer genauen Wägung[1]). Dann kochte ich jede der Proben in Salzsäure, bis keine Gasentwickelung mehr stattfand, entfernte darauf die Säurereste durch Auswaschen und trocknete den Rückstand aus. Die Rückstände der 3 Proben wurden dann abermals gewogen, woraus dann das Gewicht der unlöslichen Rückstände unmittelbar hervorging. Das letztere von dem Gewicht, welches die Proben vor der Säurebehandlung hatten, abgezogen, ergab dann die aufgelösten Teile des Gesteins. Die aus diesem Verfahren hervorgegangenen genauen Resultate sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

	Probe I.	Probe II.	Probe III.
Gewicht vor der Säurebehandlung resp. des Gesteins im Naturzustande	3,019 g	3,604 g	3,138 g
Gewicht nach der Säurebehandlung resp. der unlöslichen Bestandteile	1,921 „	2,006 „	1,649 „
Differenz, resp. Gewicht der gelösten Bestandteile	1,098 „	1,598 „	1,489 „

1) Mein Freund, Herr Dr. G. WEIDMANN, hatte die Güte, mir diese Wägungen im physikalischen Institut zu Jena auszuführen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle noch meinen besten Dank sage.

Wie man sieht, ist das Verhältnis zwischen löslichen und unlöslichen Bestandteilen in den 3 Proben etwas verschieden, es kommt dies eben, wie wir unten sehen werden, daher, daß Kieselsäure und kohlensaurer Kalk nicht zu einem überall gleichartigen Gemenge verbunden sind, und daß bei dem Entnehmen der Proben das eine Mal zufällig mehr kieselige, das andere Mal mehr kalkige Partieen getroffen wurden. Dies verschiedene Verhalten kleinerer Proben hindert natürlich nicht, daß sich größere Gesteinsmengen bei der Untersuchung ziemlich gleich verhalten, wie es auch allen Anschein hat. Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, daß, wenn ich nicht kleine Proben, sondern die ganzen Handstücke gelöst hätte, sich ein ziemlich gleiches Verhältnis bei den 3 Stücken herausgestellt hätte, weil sich bei größeren Stücken die in ihren einzelnen Teilen vorhandenen Verschiedenheiten wieder gegenseitig ziemlich ausgleichen werden. Wenn man von den oben erhaltenen Zahlen im großen und ganzen den Durchschnitt nimmt, kann man wohl sagen, daß sich die löslichen zu den unlöslichen Bestandteilen etwa verhalten wie 2 : 3.

Das ungleichartige Gefüge unseres Tripels giebt sich nicht nur, wie wir eben sahen, in chemischer, sondern auch in mechanischer Beziehung zu erkennen. Ebenso wie wir schon an den rohen Gesteinsstücken eine typisch blätterige Schichtung deutlich wahrnehmen, zerfällt auch der Tripel in Säure nicht zu einem gleichmäßigen Pulver, sondern zu dünnen Blättern und Lamellen, und nur die zwischen den letzteren gelegenen Teile zerfallen zu Pulver. Die dünnen Lamellen sind von ganz verschiedener Größe, von der Breite der gelösten Gesteinsprobe bis zu mikroskopisch kleinen Schüppchen, die dann wieder unmerklich zu dem feinen Pulver hinüberführen.

Diese durch makroskopische Untersuchung und Beobachtung erhaltenen Befunde über die Beschaffenheit des Tripelgesteins finden ihre Erklärung durch die mikroskopische Untersuchung. Zu diesem Zwecke habe ich mir Dünnschliffe angefertigt, und zwar aus begreiflichen Gründen senkrecht zur Schichtungsebene des Gesteins, die Schichten des letzteren quer durchschneidend. Das Bild eines solchen Querschliffes ist auf Gesichtsfeld C wiedergegeben.

Wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, besteht der Tripel ausschließlich aus organischen Resten, welche im vorhergehenden (IV.) Abschnitt bereits einzeln namhaft gemacht wurden; hier bleibt

uns nur noch übrig, das Verhältnis, in welchem sie sich an der Zusammensetzung des Sedimentes beteiligen, zu schildern. Die Hauptmasse der Tripoli von Gessolungo wird von den Diatomeenschalen gebildet, besteht aus einem dichten Gewirr untereinander verfilzter Diatomeenschalen und Bruchstücken solcher, zwischendurch finden sich auch zahlreiche Spongienspicula eingestreut. Dieser fossile Diatomeenschlamm ist der Hauptbestandteil des Tripelsedimentes, in ihn sind dann die übrigen Reste eingebettet. Um ein möglichst großes Übersichtsbild geben zu können, ist bei Gesichtsfeld C eine ziemlich schwache Vergrößerung gewählt, man kann daher die einzelnen die Grundmasse zusammensetzenden Diatomeenreste und Spongienspicula nicht unterscheiden. Auf Gesichtsfeld A sind dagegen bei stärkerer Vergrößerung solche Diatomeen- und Spongiennadelmassen (die kleinen Schuppen und Schollen unzerfallener Masse nach der Behandlung mit Säure, siehe oben) dargestellt. Diese Diatomeenmasse hat bei durchfallendem Licht eine graue, bei auffallendem Licht eine gelbliche Farbe. Nächst den Diatomeen sind die Thalamophoren am zahlreichsten vertreten. Zum Teil sind dieselben überall in der Diatomeenmasse verstreut, größtenteils jedoch bilden sie eigene Schichten, welche dann auf dem Querschliff die Grundmasse der Diatomeen bandartig durchziehen, ohne jedoch nach oben und unten scharf begrenzt zu sein. Diese Thalamophoren- oder Globigerinenschichten resp. Bänder (C, *Th S*) sind von wechselnder horizontaler Ausdehnung und haben, resp. die sie zusammensetzenden Thalamophorenschalen, ein durchsichtiges glasiges Aussehen. Von den dichten Globigerinenschichten bis zu einzelnen in gewissen Entfernungen in einer Schichtungsebene nebeneinanderliegenden Thalamophorenschalen kommen alle Übergänge vor. Außer den Thalamophorenschichten sind noch Schichten oder Bänder (Querschliff) vorhanden, welche aus besonders feinen Resten von Diatomeen und Spongiennadeln bestehen. Diese Diatomeenschichten (C, *HDS*) sind viel heller und durchsichtiger als die gröbere Hauptmasse des Diatomeensediments und haben im durchfallenden Licht ein glänzend goldgelbes, im auffallenden Licht ein metallisch silbernes Aussehen. Sie sind von verschiedener, im allgemeinen derselben horizontalen Ausdehnung wie die Thalamophorenschichten und keilen sich seitlich in die Grundmasse des Gesteins aus. — Die Fisch- und Pflanzenreste durchziehen den Querschliff vereinzelt als schmale, rotbraune Bänder (C, *S*);

die Radiolarienschalen endlich sind überall einzeln verstreut (C, *RSph, RD*) und spielen, was Massenentfaltung und Individuenzahl anbetrifft, eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle.

Die Bestandteile des Sedimentes verteilen sich auf die oben angegebenen Gewichte der gelösten und ungelösten Substanz in der Weise, daß die in Säure löslichen Partieen in erster Linie von den Thalamophorenschalen gebildet werden, wozu dann noch die Fisch- und Pflanzenreste kommen; alles übrige, also die Masse der Diatomeenschalen und Spongiennadeln und die Radiolarien bilden den in Säure unlöslichen Rückstand.

Worin wir die Ursache der eben geschilderten eigentümlichen geschichteten Differenzierung des Gesteins zu suchen haben, vermag ich nicht zu entscheiden, jedenfalls wird aber durch dieselbe die bei makroskopischer Beobachtung auffallende blätterige Struktur erklärt ebenso wie das entsprechende Verhalten bei der Behandlung mit Säure: die kalkreichen Globigerinenschichten werden gelöst, während die dazwischen liegende kieselige Diatomeenmasse in Form von Lamellen und Schuppen verschiedener Größe auseinanderfällt. Das bei der Lösung außerdem noch resultierende Pulver sind die mikroskopischen Kieselkörper: Radiolarien, Diatomeen und Spongienskelettelemente, welche in der Umgebung der Thalamophorenschichten sich befanden oder dieselben durchsetzten; nach der Lösung der letzteren verlieren sie natürlich die feste Verbindung mit der Hauptmasse und fallen isoliert auseinander.

Es bleibt uns nun endlich noch übrig, zu untersuchen, welche Schlüsse uns die erhaltenen Befunde über die Natur des Tripelmeeres zu ziehen gestatten. Schon Stöhr hat diesen Punkt in seiner Arbeit kurz berührt, und will ich seine Ansicht hier zunächst mit seinen eigenen Worten wiedergeben: „Außer den mikroskopischen Formen (Radiolarien, Diatomeen, Spongien, Foraminiferen) finden sich in den Tripoli die organischen Reste einiger Pflanzen: Algen und eingeschwemmte Landpflanzen [1]), und sehr viele Fische: neben Meeresfischen auch sehr viele Süßwasserfische [2]). Letztere müssen durch Ströme ins Meer gelangt sein, denn durch die Arten der Foraminiferen, namentlich aber durch die Radiolarien, welche so entschieden Meerestiere sind, steht die

1) Geyler, Fossile Pflanzen aus den obertertiären Ablagerungen Siziliens. — Palaeontographica, 1876. Kassel.

2) Sauvage, Annales des sciences géologiques, 1873. Paris.

marine Bildung der Tripoli fest. Es müssen aber diese Tripoli auch meistens Tiefseebildungen sein; dafür sprechen vor allem wieder die Foraminiferenarten, die ausschließlich Tiefseeformen sind, sowie die Radiolarien selbst. Denn wenn auch die Radiolarien überhaupt, wie man lange annahm, nicht ausschließlich Tiefseeformen sind, wie ja durch J. MÜLLER und HAECKEL auch viele bekannt geworden sind, die an der Oberfläche des Meeres leben, so sind sie doch meist der Tiefsee angehörig, wie die Challenger-Expedition bestätigte. Außer Tiefseeformen von Radiolarien finden sich in unsern Tripoli auch solche, die von HAECKEL als in geringen Tiefen lebend beschrieben sind, und so mögen denn auch in einigen Lokalitäten sich Tripolischichten im seichteren Meere abgesetzt haben; das scheint mir jedoch immer nur ausnahmsweise gewesen zu sein." (STÖHR, loc. cit. S. 72 u. 73.) In den beiden ersten Punkten, nämlich daß die Süßwasserfische und -pflanzen eingeschwemmt sein müssen, die Tripoli selbst jedoch marine Bildungen sind, stimme ich mit STÖHR vollkommen überein, ich vermag jedoch nicht einzusehen, weshalb er die Tripoli als Tiefseebildungen anspricht, denn die beiden Gründe, welche er für diese seine Ansicht anführt, sind durchaus nicht stichhaltig. Zunächst sind die in den Tripoli vorkommenden Foraminiferenarten durchaus nicht „ausschließlich Tiefseeformen", sondern es finden sich unter ihnen gerade recht typische pelagische Arten, dies gilt sowohl von den Thalamophoren von STÖHR's Tripelmaterial als auch ganz besonders von den Thalamophoren meiner Tripoli, die ja zum bei weitem größten Teil der Gattung Globigerina angehören. Es ist zwar eine bekannte, höchst merkwürdige Thatsache [1]), daß gerade diejenigen Formen der Perforaten, welche als typisch pelagische Organismen bekannt sind (und von denen die Globigerinen die Hauptvertreter sind), wahrscheinlich auch in den größten Tiefen vorkommen, wir können daher auch die Thalamophorenfauna nicht als direkten Beweis dafür anführen, daß das Tripelmeer nur mäßige Tiefen besessen hat, ebensowenig ist es natürlich zulässig, aus denselben umgekehrt, wie STÖHR dies thut, auf eine Tiefseebildung zu schließen, denn davon, daß die Foraminiferenarten der Tripoli „ausschließlich Tiefseeformen sind", ist, wie gesagt, keine Rede. Weiter ist es unrichtig, anzunehmen, daß

1) O. BÜTSCHLI, Protozoa (BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. I), S. 164—167.

die Radiolarien im allgemeinen „meist der Tiefsee angehörig" sind, und wird dieser Glaube auch durch die Resultate der Challenger-Expedition nicht bestätigt. Um Material zu einer Fauna der Tiefsee wie von verschiedenen Tiefenzonen überhaupt zu erhalten, gehören Schöpfapparate, die sich in beliebigen Tiefen mitten im Wasser öffnen und schließen lassen, da sich sonst natürlich beim Versenken und Aufziehen die Tiefseeorganismen mit denen höherer Schichten mischen, und solche Apparate hat die Challenger-Expedition noch nicht angewandt. Die in den vom Challenger gehobenen Bodenproben dagegen enthaltenen organischen Reste setzen sich selbstverständlich aus den herabgesunkenen Schalen der abgestorbenen Mikroorganismen sämtlicher Tiefenzonen, von der Oberfläche bis herab zum Boden, zusammen. Andererseits haben die Challenger-Forscher von der Meeresoberfläche gefischt: der einzige sichere Schluß, welchen man aus diesem Materiale ziehen kann, ist der, daß die in ihm enthaltenen Organismen der Oberfläche angehören, voreilig wäre es aber, wenn man annehmen wollte, daß die Radiolarien, welche sich in dem Oberflächenmateriale nicht fanden, in der Bodenprobe hingegen vorhanden sind, der Tiefsee angehören oder mit anderen Worten, daß der Rest der Radiolarienformen, welcher nach Subtraktion der im Oberflächenmateriale gefundenen Arten von denen der Bodenprobe übrig bleibt, nun auch wirklich Tiefseeformen sind. Denn erstens ist unsere Kenntnis der pelagischen Radiolarienfauna noch viel zu unvollständig, es können noch viele Arten an der Oberfläche vorhanden sein, welche bisher noch der Beobachtung entgangen sind, zweitens brauchen Formen, welche sich nicht gerade an der Oberfläche des Meeres finden, nicht gleich in der Tiefsee zu leben, sondern nur in tieferen Wasserzonen, und drittens endlich ist bekannt und besonders aus den Beobachtungen von Karl Brandt [1]) hervorgegangen, daß die pelagischen Radiolarien je nach dem Wechsel von Witterung und Jahreszeit an der Meeresoberfläche erscheinen oder in tiefere Wasserschichten hinabsinken. — Dies zur Widerlegung der Ansicht, daß die Radiolarien im allgemeinen hauptsächlich Tiefseeorganismen sind [2]); sehen wir nun zu, wie sich die Radiolarienfauna des Tripelsedimentes im speziellen verhält.

1) Karl Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoeen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, 1885.
2) Siehe auch Bütschli, Protozoa, S. 466—469.

Die Radiolarienfaunen der sizilianischen Tripelablagerungen zeigen in bezug auf ihren allgemeinen Charakter alle nahe Verwandtschaft, was darauf hindeutet, daß auch die Existenzbedingungen in den verschiedenen Lokalitäten des Tripelmeeres ähnliche waren. Die Radiolarienfauna der Tripel Siziliens zeigt nun durchaus keinen Tiefseecharakter, sondern hat im Gegenteil einen Habitus, wie er sich bei Radiolarienfaunen in mäßig tiefen Meeresteilen findet. Zunächst lassen sich gewisse Anklänge an die recente Fauna der Mittelmeerküsten nicht verkennen, dann zeigt aber die Tripelfauna nach meinen bisherigen Untersuchungen des Challenger-Materials die meiste allgemeine Ähnlichkeit mit der Fauna der Challenger-Beobachtungsstation Nr. 23. Dieselbe liegt im westlichen Teil des Tropisch-Atlantischen Ozeans an den Antilleninseln in der Nähe der Insel St. Thomas. Die Grundmasse des Sediments besteht zwar nicht wie beim Tripel aus Diatomeen, sondern aus Spongiennadeln, dies thut jedoch in bezug auf die Radiolarienfauna nichts zur Sache. Ebenso wie beim Tripel die Radiolarien in der Diatomeen- (und Thalamophoren-)Masse eingebettet sind, liegen sie hier zwischen den Spongiennadeln verstreut. Die Station 23 hat eine Tiefe von 450 Faden. Es ist dies, wenn man die Skala sämtlicher bisher beobachteter Meerestiefen in Betracht zieht, und dies muß man thun, wenn man einen allgemeinen Begriff, wie den der „Tiefsee", einführen will, noch eine recht mäßige Tiefe. Fast alle Challenger-Beobachtungsstationen der großen offenen Meeresbecken schwanken zwischen einer Tiefe von 1000—4000 Faden, die eigentlichen Tiefseesedimente beginnen in der Regel erst in einer Tiefe von 1000 Faden[1]). Aber selbst die Tiefe von ca. 450 Faden erscheint mir für das Tripelmeer noch als zu hoch gegriffen, und der deutliche Einfluß des Festlandes, welcher sich in den eingestreuten Land- und Süßwasserorganismen

---

1) Ganz anders verhält es sich dagegen mit dem Radiolariengestein von Barbados, dessen Fauna im Gegensatz zu der des Tripels einen typischen Tiefseecharakter hat. Die Radiolarienfauna von Barbados besitzt am meisten Ähnlichkeit mit den Faunen gerade der tiefsten vom Challenger gehobenen Bodenproben, so besonders, wie auch Haeckel bemerkt, mit den Stationen 225, 226, 265, 268 (2300—4475 Faden). Das Barbadosgestein ist anzusehen als fossiler Radiolarien-Tiefseeschlamm, der später, wahrscheinlich durch vulkanische Einflüsse, über die Meeresoberfläche emporgehoben, der Insel Barbados den Ursprung gab.

zu erkennen giebt, spricht für eine noch geringere Tiefe, etwa von 100—200 Faden.

Aus den eingeschwemmten Landpflanzen und Süßwasserfischen können wir schließen, daß die Bildung des Tripelsediments in der Nähe der Küste stattgefunden hat. Durch den deutlichen Einfluß des Festlandes auf die Zusammensetzung des Sedimentes ist dasselbe als Küstenablagerung charakterisiert. Wie auch STÖHR vermutet, werden die Süßwasserfische und Landpflanzen durch Flüsse eingeschwemmt sein. Die Lokalitäten der Tripelablagerungen werden jedoch nicht mehr in dem eigentlichen Strömungsgebiete der Flüsse gelegen haben, weil dann noch mehr eingeschwemmte Bestandteile (Schlamm, Sand, Steine) in dem Sediment vorhanden sein müssten. Die Tripellokalitäten werden wohl immerhin so weit von der Küste entfernt gewesen sein, daß die Stromkraft der Flüsse schon bis zur Unmerklichkeit abgenommen hatte, oder seitlich von der Strömungsrichtung in einem Meerbusen gelegen haben. Die gröberen und schwereren angeschwemmten Bestandteile sinken noch innerhalb des eigentlichen Strömungsgebietes, wo die Stromkraft schon merklich nachläßt, zu Boden, die leichten Fisch- und Pflanzenleichen dagegen erhalten sich weit länger an der Oberfläche, können von den leisesten Oberflächenströmungen, von Wind und Wellen weiter in das Meer hinaus oder seitlich von der Stromrichtung abgetrieben werden, wo sie dann allmählich zu Boden sinken. Sie werden dann auf dem ruhigen Grunde zum Teil in den weichen zoogenen (besser noch protistogenen) Schlamm einsinken und in dieser ruhigen Einbettung vor dem Zerfallen bewahrt werden.

Fassen wir noch einmal die Schlüsse, zu denen wir über die Natur des Tripelmeeres gekommen sind, kurz zusammen, so können wir sagen: Die miocänen Tripelablagerungen Siziliens fanden im Meere statt, und zwar bei einer Tiefe von etwa 1—200 Faden. Die betreffenden Meeresabschnitte lagen nicht allzu weit von der Küste entfernt, wahrscheinlich in ruhigen Meerbusen in der Nähe von Flußmündungen.

VI. Abschnitt.

Technische Bemerkungen.

Um zunächst die kieseligen Bestandteile des Gesteins, also besonders die Radiolarienskelette zu untersuchen, wurde folgender Weg der technischen Bearbeitung eingeschlagen: Es wurden einige Stücke des Tripels in Salzsäure gelegt und kurze Zeit in derselben gekocht. Der kohlensaure Kalk löste sich unter Aufbrausen, und es trat dann der oben erwähnte charakteristische blätterige Zerfall ein, die zwischen den Kiesellamellen befindlichen kieseligen Partikel, welche vor der Säurebehandlung mehr vereinzelt in den kalkreichen (Foraminiferen-) Schichten eingebettet waren, werden dagegen nach der Auflösung des kalkigen Bindemittels frei und fallen als feines Kieselmehl zu Boden. Die Reste der Säure und die Lösung des zersetzten Kalkes wurden dann durch mehrmaligen Wasserwechsel ausgewaschen, es mußte dies natürlich sehr vorsichtig geschehen, um ein Weggespültwerden der feinen Bestandteile des zerfallenen Kieselmehles, auf welche es bei der Untersuchung gerade ankommt, zu vermeiden. Das auszuwaschende Material wurde in einem Glase mit Wasser übergossen und durch vorsichtiges Umrühren mit demselben gemischt, dann wurde das Ganze so lange (1—2 Stunden) ruhig stehen gelassen, bis sich alle festen Bestandteile auf dem Boden abgesetzt hatten und die darüber stehende Flüssigkeit annähernd klar erschien, die letztere wurde dann mit einer Saugpipette entfernt. Nach 3—4-maliger Wiederholung dieses Auswaschungsverfahrens wurde das Kieselmaterial getrocknet bis es vollständig lufttrocken war. Darauf wurden dann die unzerfallenen blätterigen Schichtenteile nach Möglichkeit ausgelesen, so daß nur noch feineres Material zurückblieb; um aus demselben auch noch die kleinen unzerfallenen Kieselschuppen und Blättchen, die sich durch einzelnes Auslesen nicht gut entfernen lassen, auszuscheiden, wurden kleinere Partieen des Materials in ein Uhrschälchen gethan. Durch entsprechendes Klopfen des Uhrschälchens auf einer festen Unterlage, einer Tischplatte, sonderte sich das feinere Kieselmehl von den gröberen unzerfallenen Kieselblättchen, das auf der einen Seite angesammelte Häufchen der letzteren konnte nun leicht entfernt werden, auf der anderen Seite blieb dann das aus den isolierten Kieselskeletten

(Diatomeen, Spongiennadeln, Radiolarien) bestehende feine Kieselpulver zur Untersuchung fertig zurück. Auf einem Objektträger wurde eine entsprechende Partie dieses Kieselmehles in Kanadabalsam übergeführt und durch Umrühren mit einer Nadel im letzteren gleichmäßig verteilt, nach Auflegen des Deckglases war dann das Präparat fertig. Um einen möglichst vollständigen Überblick über die Radiolarienfauna zu erhalten, habe ich einige hundert solcher Präparate angefertigt und durchgesehen. Den allgemeinen Eindruck dieses Kieselmaterials nach Entfernung der Kalkteile giebt Gesichtsfeld A wieder, es ist bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet als die Gesichtsfelder B und C, um die feinen Skelettteile der Diatomeen, Spongien und Dictyochiden deutlich unterscheidbar zu machen. Die am Rande des Gesichtsfeldes befindlichen Klumpen untereinander verfilzter Kieselteile entsprechen den kleinsten mikroskopischen Schüppchen unzerfallenen Kieselmaterials.

Einen anderen Weg der Präparation mußte ich natürlich einschlagen, als ich Präparate erhalten wollte, auf welchen auch die in Säure löslichen Bestandteile des Tripels, also besonders die Thalamophoren, im isolierten Zustande zu beobachten waren. Eine grob mechanische Zerkleinerung des Gesteins durch Zerstoßen würde wenig geholfen haben, da auf diese Weise die meisten Schalen mit zerstoßen worden wären, ich bediente mich daher eines anderen Mittels. Ich stellte mir in einem Reagensglas eine heiße übersättigte Lösung von schwefelsaurem Natron (Glaubersalz) her und that in diese Lösung einige Stückchen des lufttrockenen Tripelgesteins hinein. Dieselben wurden sofort von der Lösung durchtränkt und durch den nach dem Erkalten eingetretenen Krystallisationsprozeß des Salzes zerkleinert. Läßt man die Lösung durch abermaliges Erwärmen je nach Bedürfnis noch einige Male umkrystallisieren, so sind dann die Stücke der Hauptsache nach zu einem gleichmäßigen Mehle zerfallen, aus dem man etwaige gröbere Rückstände, wie es oben angegeben wurde, entfernen kann. Die Salzlösung wird dann ebenso ausgewaschen, wie dies oben von der Säure angegeben wurde, das Pulver wird getrocknet und endlich in Kanadabalsam eingeschlossen. Den Habitus des auf diese Weise präparierten Materials bringt das Gesichtsfeld B zur Darstellung. Wegen der geringeren Vergrößerung sind die kleineren Skelettteile der Spongien und Diatomeen nicht deutlich zu unterscheiden, aus denselben bestehen auch wie auf

Gesichtsfeld A die unzerfallenen, im Gesichtsfeld herumliegenden Klumpen.

Um endlich die geschichtete Struktur des Tripelgesteines im intakten Zustande in situ zu studieren, mußten Dünnschliffe quer zur Schichtungsebene des Gesteins angefertigt werden. Ich verfuhr hierbei in folgender Weise. Auf einem feinen Schleifsteine, welcher mit Wasser angefeuchtet war, wurde, unter Anwendung von möglichst geringem Druck, an einem Tripelstück eine glatte Fläche angeschliffen. Von der angeschliffenen Fläche wurde unter einem Wasserstrahl das Schleifpulver abgespült und darauf das Stück vollständig an der Luft getrocknet. Dann wurde ein Tropfen Kanadabalsam, welcher eben hinreichte, die Schlifffläche anzukitten, auf dem Objektträger so lange erwärmt, bis sich nach dem Erkalten mit dem Nagel keine Eindrücke mehr machen ließen[1]). Der so gehärtete Balsam wurde dann noch einmal durch Erwärmen flüssig gemacht und das Tripelstück mit der angeschliffenen Fläche auf den Objektträger angekittet. Hierauf wurde auch die andere Fläche geschliffen, bis ein gleichmäßiger Dünnschliff hergestellt war. Darauf wurde abgespült und getrocknet. Es wird dann auf den ja bereits in Balsam eingekitteten Schliff noch etwas dünnerer Balsam aufgetragen und das Deckglas aufgedeckt. Diese Methode hat den Vorteil, daß der Dünnschliff in dem einmaligen Einschlußmittel fest liegen bleiben kann und ein nochmaliges Übertragen auf einen anderen Objektträger nicht nötig ist, was ein dünnes Scheibchen so bröckeligen Materials, wie es das Tripelgestein ist, nicht aushalten würde. Auf Gesichtsfeld C ist das Bild, welches ein solcher Querschliff darbietet, wiedergegeben. Um einen möglichst weiten Überblick über die charakteristischen Schichtungsverhältnisse zu erhalten, wurde eine schwächere Vergrößerung (dieselbe wie bei Gesichtsfeld B) gewählt, daher sind auch hier wie bei B die kleinen Spongien und Diatomeenreste, aus welchen die Hauptmasse besteht, nicht einzeln zu unterscheiden, wie bei A, da es ja hier hauptsächlich auf einen allgemeinen Überblick der Struktur des Tripelgesteins ankommt.

---

1) Man muß sich jedoch hüten, den Balsam zu stark und zu lange zu erhitzen, da er sonst braun wird und nach dem Erkalten Sprünge bekommt. Am besten überzeugt man sich von Zeit zu Zeit durch Erkaltenlassen von dem bisher erreichten Festigkeitsgrade.

Litteraturverzeichnis.

L. BALDACCI, Descrizione geologica dell' isola di Sicilia. (Memorie descrittive della carta geologica d'Italia, Vol. I.) R. ufficio geologico. Roma, Tipografia nazionale, 1886.

KARL BRANDT, Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoeen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. 1885.

Mrs. BURY, Polycystins, figures of remarkable forms in the Barbados Chalk Deposit. II. Edition, by M. C. COOKE, 25 Quarttafeln photographiert nach Handzeichnungen, 1868.

O. BÜTSCHLI, Beiträge zur Kenntnis der Radiolarien-Skelette, insbesondere der der Cyrtida. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, p. 485—540, Taf. XXXI—XXXIII. 1882.

Derselbe, Protozoa (BRONN's Klassen und Ordnungen der Thierreichs, Bd. I).

F. DREYER, Morphologische Radiolarienstudien, Heft I: Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwickelungsgeschichtlicher Beziehung bei Radiolarien und Protisten überhaupt, nebst System und Beschreibung neuer und der bis jetzt bekannten pylomatischen Spumellarien. Jena, Gustav Fischer, 1889.

Derselbe, Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen. Biologisches Centralblatt, Band IX, No. 11. Erlangen 1889.

G. EHRENBERG, Mikrogeologie. Leipzig 1854.

Derselbe, Polycystinen-Mergel von Barbados (Fortsetzung der mikrogeologischen Studien). Abhandl. d. Berlin. Akad. d. Wissensch. 1875.

GEYLER, Fossile Pflanzen aus den obertertiären Ablagerungen Siziliens. Palaeontographica, Cassel 1876.

E. HAECKEL, Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. Berlin 1862.

Derselbe, Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger. London 1887.

Derselbe, Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin 1887.

HOFMANN, Geognostische Beobachtungen in Sizilien. Berlin 1839.

MOTTURA, Sulla formazione terziaria nella zona zolfifera di Sicilia. Firenze 1870.

JOHN MURRAY, Narrative of the cruise of H. M. S. Challenger, with a general account of the scientific results of the expedition.

PARODI, Industria zolfifera in Sicilia. Statistica del Regno d'Italia; industria minerale. Firenze 1870.

RINK, Die Nikobaren-Inseln, eine geographische Skizze. Kopenhagen 1847.

SAUVAGE, Annales des sciences géologiques. Paris 1873.

E. STÖHR, Über die Radiolarienfauna aus den sogenannten Tripolischichten von Grotte in Sizilien. Tageblatt der Naturforscher-Versammlung in München, 1877.

Derselbe, Sulla posizione geologica del Tufo e del Tripoli nella zona solfifera di Sicilia. Bollettino del R. Comitato geologico d'Italia, 1878, fasc. 11, 12.

Derselbe, Die Radiolarienfauna der Tripoli von Grotte, Provinz Girgenti in Sizilien. Palaeontographica, Bd. XXVI, Cassel 1880.

WYVILLE THOMSON, The Atlantic. (The voyage of the Challenger.)

K. A. v. ZITTEL, Handbuch der Paläontologie, Bd. I. München 1876.

Außer den wichtigsten hier in Betracht kommenden allgemeineren Schriften habe ich im Vorstehenden die Litteratur über tertiäre Radiolariensedimente angeführt. Ein vollständiges Verzeichnis der Radiolarienlitteratur überhaupt (inkl. der Paläontologie auch der älteren, mesozoischen und paläozoischen, Formationen) findet sich in HAECKEL's Challenger-Radiolarien und in dem deutschen Auszug aus dem Challengerwerk (Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien). Das fundamentale Radiolarienwerk HAECKEL's ist überhaupt ein Kompendium, welches unsere gesamte Kenntnis der in Rede stehenden Protistenabteilung zusammenfaßt. Es wird für alle späteren Arbeiten über Radiolarien die unentbehrliche Grundlage abgeben, ebenso wie in der vorliegenden Arbeit seine Kenntnis vorausgesetzt wird.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV—XX.

Die Abbildungen der folgenden lithographischen Tafeln sind in derselben Weise angefertigt, wie die des ersten Heftes der vorliegenden Studien. Zur Untersuchung der Präparate bediente ich mich eines Zeiß'schen Mikroskopes, wobei ich genötigt war, besonders die Objektive A, D und E und die Okulare 2, 3 und 4 in Anwendung zu bringen. Die Messungen wurden, nach vorheriger Korrektion durch das Objekt-Mikrometer, mit dem Okular-Mikrometer vorgenommen. Hierzu sei jedoch nochmals bemerkt, daß die meisten Formen gewisse Größenschwankungen, wenn auch meist innerhalb geringer Grenzen, aufweisen, und daß daher sowohl die im Texte angegebenen objektiven Maße, wie die den folgenden Figurenerklärungen beigefügten Vergrößerungen nur die Dignität von Durchschnittswerten beanspruchen können. Zur bildlichen Darstellung wurden wohlerhaltene und möglichst typisch ausgebildete Individuen gewählt. Aus den zusammenhängenden Formenreihen konnte wegen Raummangels naturgemäß nur eine relativ geringe Anzahl von Entwickelungsgliedern herausgegriffen werden, gleichwohl hoffe ich aber, daß durch diese naturgetreuen Abbildungen und die Darstellung im Texte ein anschauliches Bild gerade der zusammenhängenden Formenkomplexe, durch welches die Radiolarienfauna dieses Tripelsedimentes so viel Anziehendes erhält, gegeben wird. Die Objekte wurden teils von mir, teils von Herrn Adolf Giltsch mit der Camera lucida nach der Natur gezeichnet.

Tafel XV.

Gesichtsfeld A. Tripelprobe nach Behandlung mit kochender Säure bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 383. Am Rande des Gesichtsfeldes sind die selbst durch Auskochung mit konzentrierten Säuren nicht zerfallenden Klumpen sichtbar, welche aus einem Gewirr von dicht untereinander verfilzten Kieselkörpern — Diatomeen, Radiolarien, Spongienspiculis — bestehen. Isolierte Formen und deren Bruchstücke bedecken die Zwischenräume und die Mitte des Gesichtsfeldes, wo außer einigen Skelettelementen von Dictyochiden ein Cyrtidenköpfchen, neben

diesem eine Spongienkugel und unmittelbar links von derselben auf einer Diatomeenscheibe wieder ein kleines Cyrtidenköpfchen — offenbar die erste Anlage einer mehrgliederigen Cyrtidenschale — besonders zu bemerken sind.

Gesichtsfeld B. Tripelprobe, durch krystallisierendes, schwefelsaures Natron zersprengt, bei schwacher Vergrößerung. Vergr. 90. Da die Zerkleinerung nicht durch Säure, sondern mechanisch durch Zersprengung bewerkstelligt ist, sind die in Säure zerstörbaren Bestandteile erhalten. Die Hauptrolle unter diesen Resten spielen die Thalamophorenschalen, besonders Globigerinen, Rotalien und verwandte Formen, nur ganz vereinzelt sind Textularien (*T*), außerdem sind wegen ihrer Häufigkeit noch besonders zu bemerken, gelbbraune, gerippte Platten (*S*), vermutlich Fragmente von Fischschuppen (?). Von kieseligen Resten sind einige Radiolarienskelette zu bemerken, besonders deutlich ist eine Prunoidee (*RP*), in welcher wir ein Individuum von Prunopyle longiseta nov. spec. (Fig. 7) wiedererkennen (der Mündungspol ist durch andere Körper verdeckt), derselben Art scheint ein Radiolarienskelett anzugehören, welches in einem links unten befindlichen Klumpen eingeschlossen ist. Rechts unten liegt eine schwammige Discoideenscheibe (*RD*). Außer Radiolarienschalen sind noch vereinzelte Skelettelemente von Dictyochiden und (links oben) einige große Diatomeenscheiben sichtbar, die auf dem ganzen Gesichtsfeld umherliegenden dunklen, klumpenförmigen Massen bestehen, wie aus Gesichtsfeld A ersichtlich ist, aus massenhaften Anhäufungen von kleinen Kieselskeletten und Skelettelementen aller Art, die bei der hier gewählten schwachen Vergrößerung nicht unterscheidbar sind.

Tafel XVI.

Fig. 1. Cenosphaera problematica, nov. spec. Vergr. 383.

1a. Ein Teil der Schale von oben gesehen, aus der mittleren Partie der sichtbaren Kugelhälfte, bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 760.

1b. Ein Teil der Schale in seitlicher Ansicht, aus den peripheren Partieen der sichtbaren Kugelhälfte, bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 760.

Wie schon im Texte hervorgehoben wurde, stößt die morphologische Deutung des optischen Eindruckes der vorliegenden Formverhältnisse auf ungemeine Schwierigkeiten, so daß ich eine endgiltige Beurteilung selbst nach vorhergegangener eingehendster Untersuchung nicht wage. Ein Hauptmoment dieser Schwierigkeiten wird in der hochgradig milchig-hyalinen Beschaffenheit der Schale liegen, wodurch sich möglicherweise manche optische Befunde als optische Täuschungen erklären dürften. Die Skizzen 1, 1a und 1b geben den allgemeinen Eindruck der in Rede stehenden Form in naturgetreuer Darstellung wieder, und wurde auf die genaue Wiedergabe des mikroskopischen Bildes gerade dieser etwas problematischen Form alle Sorgfalt verwendet. Wie aus diesen Abbildungen ersichtlich, scheint man es mit einer Kugelschale von mäßiger Wandstärke zu thun zu haben, die von dicht gestellten, sternförmigen Poren durchbohrt ist. Die diese Poren voneinander

trennenden Zwischenbalken setzen sich aus einem dichten Verbande senkrecht gestellter, kurzer Stäbchen zusammen. Auffallend erscheint es nur, daß dieselben an einigen Stellen in sehr dünnem, zuweilen sogar in keinem Zusammenhange zu stehen scheinen. Bemerkenswert ist noch, daß die Poren zuweilen bei hoher Einstellung weniger als Poren, sondern als kurze Stachelspitzen mit sternförmiger Basis erscheinen. Sollten derartige Bilder auf Wahrheit beruhen, so würde diese Form vielleicht eher mit den morgenstern- oder stechapfelförmigen Körpern (Taf. XV, Gesichtsfeld A), wie sie bei Kieselschwämmen vorkommen, in Verbindung zu bringen sein. Mir scheint jedoch nach genauer Untersuchung die obige Beschreibung resp. Deutung am meisten für sich zu haben, wofür auch die Abbildungen sprechen, weshalb ich auch das Objekt als ein Radiolar, speziell eine Cenosphaera beschreibe. Möglich wäre es jedoch auch, besonders wegen der milchig-hyalinen Beschaffenheit der Schale, daß es zu den Collosphaeriden gehörte.

Fig. 2. Pharyngosphaera sicula, nov. spec. Vergr. 630.

Fig. 3. Carposphaera nobilis, HAECKEL, var. Vergr. 630.

Fig. 4. Carposphaera Waltheri, nov. spec. Vergr. 630.

Fig. 5. Thecosphaera Zittelii, nov. spec. Vergr. 383. Die äußere Schale ist an einer Stelle aufgebrochen gezeichnet, um die Poren der nächst inneren Schale deutlich sichtbar zu machen.

Fig. 6. Haliomma hystrix, nov. spec. Vergr. 383.

Fig. 7. Prunopyle longiseta, nov. spec. Vergr. 383. Beachtenswert ist, daß nicht nur die äußere Schale, wo sich das derzeitige Pylom befindet, sondern auch die beiden inneren Schalen an ihrem ovalen Pole abgeplattet sind (siehe Text).

Fig. 8. Stylodictya armata, nov. spec. Vergr. 630.

Tafel XVII.

Gesichtsfeld C. Schliff durch das Tripelgestein, senkrecht zur Schichtungsebene. Vergr. 90. Die Grundmasse besteht aus verfilzten Diatomeenschalen und deren Bruchstücken und Skelettelementen von Spongien, welche Bestandteile wegen ihrer Kleinheit und der geringen hier angewandten Vergrößerung nicht einzeln zu unterscheiden sind. In dieser Grundmasse, die man als Diatomeensediment bezeichnen kann, eingebettet sind folgende Bestandteile zu unterscheiden:

H. D. S. Helle Diatomeenstreifen resp. -schichten, bestehend aus ganz feinen Bruchstücken von Diatomeenschalen und Spongiennadeln.

Th. S. Ein Thalamophorenstreifen resp. -schicht, außerdem sind Thalamophoren noch in der übrigen Masse des Sedimentes einzeln verstreut.

Radiolarien, und zwar *R. Sph.* Sphaeroideen und *R. D.* eine Discoidee quer durchschliffen.

S. Fischschuppe (?), quer durchschliffen.

Fig. 9. Stylodictya arachnia, HAECKEL, var. Vergr. 383. Links ist in einem Sektor der Scheibe die obere Siebplatte weggebrochen gezeichnet, um das Ring- und Radialbalkenwerk des Innern und die untere Siebplatte sichtbar zu machen.

Fig. 10. Spongodiscus florealis, HAECKEL. Vergr. 383. Von der Scheibe ist ein großer Teil der peripheren Randpartieen, besonders rechts oben, abgebrochen, ebenso der größte Teil der oberen Siebplatte, von der nur das über dem Centrum liegende Stück erhalten ist. So kann man sehr deutlich die untere Siebplattte beobachten mit den sich von derselben erhebenden spongiösen Bälkchen, die nach der oberen Siebplatte aufstreben. Die spongiöse Degeneration ist bei dieser Form wie ersichtlich schon sehr weit fortgeschritten, nur der centrale Teil eines Spiral- und Radialbalkensystems ist noch erhalten, im übrigen hat sich dasselbe schon in das unregelmäßige Schwammgebälk aufgelöst.

10 a. Ein Teil der unteren Siebplatte mit den Schwammbälkchen bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 630.

Tafel XVIII.

Fig. 11. Stylochlamydium aequale, HAECKEL, var. Vergr. 383. Der Bau der Scheibe, das Radial- und Ringbalkensystem ist noch regelmäßig und trägt noch keine Anzeichen einer spongiösen Degeneration. Nur in dem mit *spa* bezeichneten Scheibensektor zeigen die Ringbalken Unregelmäßigkeiten, indem sie an dieser Stelle unterbrochen werden und in entsprechender Weise untereinander Verbindungen eingehen, ein Prozeß, welcher die Entstehung eines Spiralbalkens aus dem ursprünglichen Ringbalkensystem bewirkt.

Fig. 12. Stylochlamydium spongiosum, HAECKEL, var. Vergr. 383. Die Bildung der Spirale ist vollendet, die entsprechenden Unterbrechungen und Neuvereinigungen der ehemaligen Ringbalken sind abgeschlossen, und nur noch leichte Knickungen des neu entstandenen Spiralbalkens in dem Sektor *spa* lassen auf seinen daselbst stattgehabten Entstehungsprozeß schließen, der bei der vorhergehenden Form noch in vollem Gange ist. Außerdem zeigt die vorliegende Form bereits Anfänge spongiöser Degeneration, der Spiralbalken ist zwar noch vollständig regelmäßig in allen seinen Teilen erhalten, aber zwischen seinen Windungen befindet sich schon durch die Poren der Siebplatte hindurch sichtbares spongiöses Gebälk. — An zwei einander gegenüberliegenden Stellen ist ein Teil des hyalinen Randsaumes mit dem umlaufenden Ringbalken abgebrochen (vielleicht noch nicht gebildet? — sonst sollte man vermuten, daß die Stachelspitze an der unteren Stelle auch mit abgebrochen wäre).

Fig. 13. Stylochlamydium spongiosum, HAECKEL, var. Vergr. 383. Die spongiöse Degeneration ist weiter fortgeschritten, insofern als auch der Spiralbalken in seinen peripheren Partieen unregelmäßig geworden ist. — Die Poren dieser Varietät sind von wabigen Leistenwällen umrahmt.

Fig. 14. Spongophacus Stöhrii, nov. spec. Vergr. 383. Die spongiöse Degeneration hat schon den größten Teil der Scheibe ergriffen, nur im Centrum ist der Spiralbalken noch erhalten, in den peripheren Partieen löst er sich in ein wabig-spongiöses Balkengewebe auf. — Oben ist ein Teil des hyalinen Randsaumes zerbrochen, und ist hier deutlich ersichtlich, daß derselbe nicht, wie es meist den Anschein hat, in seiner ganzen Breite aus einer einfachen Kiesellamelle besteht, sondern aus zwei dicht übereinandergelagerten dünnen Siebplatten, welche als direkte Fortsetzung der beiden die Scheibe begrenzenden Siebplatten erst am äußersten Rande zu einer einzigen Lamelle verschmelzen.

Fig. 15. Spongophacus siculus, nov. spec. Vergr. 383. Die spongiöse Degeneration ist vollendet, die ganze Scheibe besteht aus einem wabig-spongiösen Geflecht, und von einem Radial- und Spiral- resp. Ringbalkensystem ist selbst im Centrum kein Rest mehr erhalten.

Tafel XIX.

Fig 16. Dictyocoryne ovata, nov. spec. Vergr. 383. In der ovalen Scheibe beginnen sich drei Arme herauszudifferenzieren. Das Gewebe ist spongiös, die konzentrischen Ringe sind jedoch trotzdem noch bis zum Rande erhalten.

Fig. 17. Dictyocoryne triangulum, nov. spec. Vergr. 383. Entspricht vollständig der vorhergehenden Form, bezeichnet aber einen bedeutenden Fortschritt in der dreiarmigen Entwickelung, insofern als das Gewebe zwischen den Armen schon sehr geschwunden ist. Es sitzt nur noch in den degenerierten Überresten in den Winkeln zwischen den Armen, so daß die letzteren frei hervortreten und sich nebst ihrer centralen Verbindungsscheibe von dem Zwischengewebe scharf abheben. Die Form erscheint wie aus der Scheibe der vorhergehenden herauspräpariert.

Fig. 18. Ommatodiscus perichlamydium, nov. spec., var. circularis. Vergr. 383. An der kreisrunden, mit einem hyalinen Randsaum versehenen Scheibe hat sich ein großes, aber noch nicht charakteristisch gekennzeichnetes Pylom ausgebildet.

Fig. 19. Ommatodiscus perichlamydium, nov. spec., var. ovata. Vergr. 383. Diese Varietät ist in der Ausbildung des pylomatischen Formtypus weiter fortgeschritten dadurch, daß sich in Korrelation zum Pylom die Scheibe in der Richtung der Hauptachse gestreckt hat.

Fig. 20. Ommatodiscus perichlamydium, nov. spec., var. ovata. Vergr. 383. Das Pylom ist im Vergleich zu dem der beiden vorhergehenden Individuen dieser Art durch eine, wenn auch noch unregelmäßige, Randbekleidung ausgezeichnet und erhebt dadurch die Form auf eine weitere Stufe höherer Ausbildung.

Fig. 21. Ommatodiscus fragilis, Stöhr. Vergr. 383. Während im Varietätenkreise der vorhergehenden Art die Form der Scheibe

noch unbestimmt schwankte und der äußere Umriß mehr oder weniger unregelmäßig war, ist bei dieser Art der monaxon-pylomatische Formtypus zum festen Abschluß gekommen. Die Gestalt ist eine bestimmt fixierte, in Form eines regelmäßigen Ovals, an dessen spitzem Pole sich das scharf umrandete und typisch ausgeprägte Pylom befindet. — Der hyaline Randsaum dagegen ist in Rückbildung begriffen, er ist zwar noch deutlich vorhanden, aber nicht so breit wie bei der vorhergehenden Art und auch nicht mehr deutlich von der centralen Scheibe abgesetzt. Seine beiden Lamellen sind nicht mehr dicht und parallel übereinander gelagert, sondern mehr auseinandergewichen, centralwärts setzen sie sich ohne erkennbare Grenze in die beiden Siebplatten der Scheibe fort und peripher stoßen sie im spitzen Winkel in dem umlaufenden Ringbalken zusammen. Infolge ihres Auseinanderweichens beginnt sich auch schon Gewebe des Scheibeninnern, besonders zahlreiche Radialbalken, zwischen die Lamellen des Randsaumes einzudrängen.

Fig. 22. Ommatodiscus Haeckelii, STÖHR. Vergr. 383. Der Randsaum ist bei dieser Form vollständig verschwunden resp. in der Scheibe aufgegangen. Das Scheibeninnere zeigt deutliche Anzeichen beginnender spongiöser Degeneration, die konzentrischen Ringe sind jedoch noch gut erhalten.

Fig. 23. Ommatodiscus Haeckelii, STÖHR, var. spongiosa. Vergr. 383. Bei dieser Varietät hat sich auch das Ring- und Radialbalkensystem zu einem unregelmäßigen, wabigen Netzwerk aufgelöst. Der äußere Schalenabschluß ist dichter und die Poren kleiner als bei der vorhergehenden Form und daher auch das Schwammwerk des Innern nicht von außen durchzusehen.

Tafel XX.

Fig. 24. Ommatodiscus Haeckelii, STÖHR, var. soreumides. Vergr. 383. Diese Varietät zeichnet sich durch eine eigentümliche Entwickelung des Scheibeninnern aus. Die wabigen Maschen, welche aus dem aufgelösten Ring- und Radialbalkenwerk hervorgegangen sind, sind nicht wie bei der vorhergehenden Form in großer Anzahl und regellosem gegenseitigen Zusammenhange vorhanden, sondern nur in geringer Anzahl, aber von ansehnlicher Größe und gut individualisiert. Sie machen den Eindruck von unregelmäßig zusammengruppierten Kammern, ähnlich wie bei Globigerinen oder der Larcoideengruppe der Soreumiden, der sich diese Varietät hierdurch sehr nähert.

Fig. 25. Spongopyle Caltanisettae, nov. spec. Vergr. 383. Die spongiöse Degeneration ist vollendet, das ganze Skelett besteht aus einem regellosen Schwammwerk von dünnen Kieselbalken.

Fig. 25a. Dieselbe Form bei mittlerer Einstellung, zeigt das wabige Netzwerk des Innern, den letzten Rest eines früher vorhandenen Ring- und Radialbalkensystems.

Fig. 26. Spirema Giltschii, nov. spec. Vergr. 383.

Fig. 26a. Dieselbe Form bei mittlerer Einstellung als optischer Querschnitt.

Fig. 27. Larcopyle Drieschii, nov. spec. Vergr. 630.

Fig. 28. Larcopyle spongiosa, nov. spec. Vergr. 383.

Fig. 28a. Dieselbe Form bei mittlerer Einstellung als optischer Querschnitt, um das Balkenwerk des Innern zu zeigen.

Fig. 29. Larcopyle Herbstii, nov. spec. Vergr. 383.

Fig. 30. Dictyocephalus Rüsti, nov. spec. Vergr. 630. Das untere Drittel der Schale ist hyalin und ohne Poren, ebenso die Cephalis, in welcher der Sagittalring sichtbar ist. Die Schale befindet sich in nach hinten übergeneigter Stellung.

Fig. 31. Dictyomitra Caltanisettae, nov. spec. Vergr. 630. Die Cephalis ist ohne Poren und sehr durchsichtig, nur als leichte Schattierung sichtbar, der Sagittalring in ihr ist dagegen kräftig entwickelt.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 668

Der Mantelrand der Acephalen.

II. Teil.

Arcacea. Mytilacea. Unionacea.

Von

Dr. Bernhard Rawitz,
Privatdozenten an der Universität Berlin.

Hierzu Tafel XXI—XXIV.

Die Königliche Akademie der Wissenschaften zu Berlin hatte mich durch Gewährung eines Reisestipendium in den Stand gesetzt, während des Frühlings 1888 in der zoologischen Station zu Neapel die zur Vollendung des vorliegenden zweiten und des in Vorbereitung befindlichen dritten Teiles meiner histiologischen Bearbeitung des Mantelrandes der Acephalen nötigen Untersuchungen an frischem Materiale ausführen, sowie die zur Herstellung von Schnittpräparaten erforderlichen konservierten Objekte sammeln zu können. Der Akademie statte ich hierdurch meinen wärmsten Dank ab. Für die Unterstützung, die ich von den in der Neapler Station angestellten Herren in reichstem Maße erhielt, sowie für die Liberalität, mit der mir Herr Professor Dr. Hermann Munk zur Vollendung meiner Arbeiten einen Platz in dem seiner Leitung unterstehenden physiologischen Laboratorium der hiesigen tierärztlichen Hochschule überließ, auch an dieser Stelle aufrichtigen Dank zu sagen, ist mir eine angenehme Pflicht.

Berlin, im September 1889.

II. Arcacea.

(Fig. 1—14.)

A. Allgemeines.

Untersucht wurden Arca barbata L., Arca diluvii LAM., Arca lactea L., Arca Noae L., Arca tetragona POLI, Nucula nucleus L. und Pectunculus glycimeris L.

Der Rand des in seiner ganzen Ausdehnung offenen Mantels von Arca barbata, Noae und tetragona ist an der Unterseite des vorderen Schließmuskels kenntlich als eine schmale, scharf abgesetzte Verdickung des Mantels. Er liegt in seiner ganzen Länge der Schaleninnenfläche dicht an, nimmt in seinem Verlaufe von vorn nach hinten anfänglich an Ausdehnung zu, indem seine Grenze gegen den Mantel hin sich etwas vorschiebt, bleibt dann aber von der Stelle ab, welche der Insertion der Mundlappen gegenüberliegt, bis zu dem Punkte, wo der Byssus austritt, von gleichem Durchmesser. Von hier an wird der Mantelrand wieder wesentlich breiter. Bei den genannten Spezies zieht sich die Schale nach hinten in einen spitzen Winkel aus, in welchen hinein sich der Mantelrand erstreckt, der somit hier die Gestalt einer dreieckigen Zacke besitzt, die ich Mantelzacke nennen will. Von da ab, wo der Rand auf der unteren Fläche des hinteren Schließmuskels aufliegt, wird er allmählich sehr schmal und vereinigt sich endlich mit dem Rande der anderen Seite an der Stelle, an welcher der Mastdarm auf den hinteren Muskel umbiegt. Eine siphoähnliche Öffnung entsteht dadurch nicht.

Bei makroskopischer, oder noch deutlicher, bei Betrachtung mit der Lupe erkennt man, daß der Mantelrand, vom vorderen Schließmuskel ab, in drei Falten ausläuft. Die innere Falte ist von vorn bis zur Mitte der Längenausdehnung, also bis zur vorderen Austrittsstelle des Byssus, pigmentlos. Von da ab tritt eine Pigmentierung auf, die bei A. N. und tetr. von hellbrauner, bei A. b. von dunkelschwarzbrauner Farbe ist und um so intensiver und ausgedehnter wird, je weiter nach hinten der Rand sich erstreckt; der Ort ihrer größten Entwickelung ist die Mantelzacke. Bei ihrem Erscheinen findet sie sich nur auf der Innenfläche, fehlt dagegen auf der Außenfläche vollkommen. Erst in der Mantel-

zacke ist auch die Außenfläche der Innenfalte pigmentiert, und das Pigment erhält sich bis zur Vereinigungsstelle auf beiden Flächen.

Die mittlere Falte ist bei A. b. bis zur Mitte, also bis zum Byssusaustritt, von gleicher Höhe wie die innere, von welcher sie durch eine relativ breite, aber ziemlich flache Bucht getrennt wird. Von da ab, wo an der Innenfalte das Pigment beginnt, nimmt letztere an Höhe zu und überragt die Mittelfalte, so daß diese in ihrem hintersten Drittel nur halb so hoch ist, wie jene. Bei Arca Noae und tetragona ist die Mittelfalte bis zur Stelle des Byssusaustrittes höher als die Innenfalte; von da an aber wird bei A. N. letztere höher, so daß in der Mantelzacke die Mittelfalte niedriger ist, während bei Arca tetr. die Mittelfalte immer die höchste bleibt. Diese Falte ist bei den erwähnten drei Arten an ihrer Außenkante mit dunkel pigmentierten Punkten besetzt, die bei A. b. dicht nebeneinander in der ganzen Ausdehnung des Mantelrandes stehen. Bei Arca Noae und tetragona dagegen sind diese Punkte vom vorderen Ende des Mantelrandes bis zur Mitte nur mäßig zahlreich. Hier, entsprechend dem Austritt des Byssus, fehlen sie ganz oder fast ganz, treten aber dann nach hinten zu wieder auf, werden sehr zahlreich, namentlich in der Mantelzacke, und sind bis zur Vereinigung der beiden Seiten vorhanden. Diese dunklen Punkte sind die seit WILL's (49)[1]) Zeiten bekannten, später noch genauer zu beschreibenden zusammengesetzten Augen.

Die Außenfalte, in ihrer ganzen Ausdehnung pigmentlos, stellt eine schmale Leiste der Außenfläche des Randes dar, die von vorn nach hinten stets gleichen Durchmesser besitzt. Sie ist in den vorderen Partieen höher als die übrigen Falten, wird aber ungefähr von der Mitte ab allmählich niedriger und schließlich von den anderen Falten an Ausdehnung übertroffen.

Der Mantelrand von Arca lactea gleicht hinsichtlich seiner Konfiguration völlig dem von A. b., N. und tetr., weicht aber insofern ab, als er des Pigmentes vollständig entbehrt. Man ist daher auch bei dieser Spezies durch makroskopische Betrachtung nicht imstande, zu entscheiden, ob Augen vorhanden sind oder nicht; darüber kann erst das Studium mikroskopischer Schnitte Aufschluß gewähren.

1) Die den Autorennamen beigefügten Zahlen beziehen sich auf das Litteraturverzeichnis, das im ersten Teile veröffentlicht wurde; es sei auf dasselbe hiermit verwiesen.

Der Mantelrand von Arca diluvii unterscheidet sich bedeutend von dem der bisher erwähnten Spezies. Zunächst entbehrt er einer Mantelzacke. Es rührt dies daher, daß die Schalen bei dieser Art nach hinten unten nicht in eine Spitze ausgezogen sind, wie dies bei den anderen Arten der Fall war; vielmehr stellt ihr freier Kontur je einen ziemlich regelmäßigen Kreisbogen dar, dessen Sehne der Schloßrand bildet. Der Rand des auf der Bauchseite des Tieres überall offenen Mantels erscheint in seiner ganzen Ausdehnung völlig gleichmäßig und seine Verschmälerung an der Stelle, wo er sich über den hinteren Rand des hinteren Schließmuskels umschlägt, um sich mit dem der Gegenseite zu vereinigen, ist nur gering. Die Innenfläche der Schale ist ihrem Rande zu in einer Breite von circa 2—3 mm gerieft; der Mantelrand legt sich in die Vertiefungen dieser Riefen ein und bekommt dadurch ein halskrausenförmiges Aussehen, das ihn von dem Mantelrand von Arca b., N., tetr. und lactea deutlich unterschieden macht. Ferner, und das ist ein Hauptdifferenzpunkt, fehlt dem Rande die intensive Pigmentierung der Innenfläche, die Arca b., N. und tetr. auszeichnet. Frisch und im konservierten Materiale ist die Innenfläche vielmehr völlig pigmentlos und nur an der Außenfläche, d. h. der Fläche, welche der Schale anliegt, finden sich, makroskopisch wahrnehmbar, inkonstante und auf beiden Seiten ungleichmäßig verteilte Stellen, die ein leicht ockerfarbenes oder orangenes Pigment enthalten. Bei Lupenbetrachtung des Randes fehlt daher, infolge des Mangels des Pigmentes, diejenige Zeichnung, die bei Arca barbata, Noae und tetragona die Anwesenheit der Augen verkündet; es läßt sich somit nicht ohne weiteres entscheiden, ob Arca diluvii diese Organe besitzt oder nicht. Von der Mitte der Längenausdehnung des Randes bis zur Vereinigung mit der Gegenseite zeigt die Innenfläche eine im konservierten Materiale weißlich aussehende gerunzelte Leiste, die nach hinten zu sich allmählich verbreitert und eine nicht unbeträchtliche Verdickung des Randes bedingt.

Der Rand von Nucula nucleus gleicht durch die Abwesenheit einer Mantelzacke und durch seine Pigmentlosigkeit dem von Arca diluvii; ihm fehlt aber außerdem die letzterwähnte leistenförmige Verdickung.

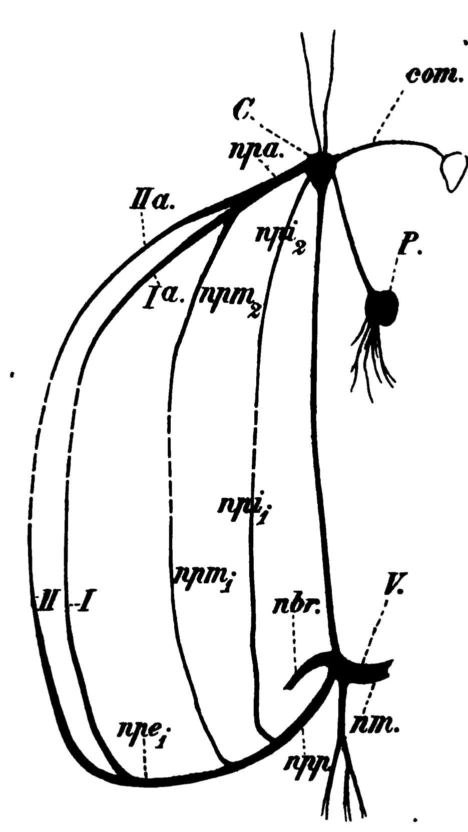
Der Mantelrand von Pectunculus glycimeris hat infolge des regelmäßig bogenförmigen Konturs der Schale keine Mantelzacke. Seine Innenfläche ist pigmentfrei, die Außenfläche, welche der Schale anliegt, enthält Pigment. Diese Pigmentierung

unterscheidet sich von der, welche sich bei Arca barbata etc. auf der Innenfläche findet, dadurch, daß sie nicht diffus ist, sondern aus einzelnen teils punktförmigen, teils strichartigen, hie und da ineinanderfließenden, braunschwarzen Flecken gebildet wird. An der ganzen Innenfläche des Randes, in seiner vollen Ausdehnung und mit ihm an Breite zu- und abnehmend, findet sich ein Streifen oder vielmehr eine Leiste, die bis zum eigentlichen Mantel reicht, in konserviertem Materiale eine weiße, milchglasähnliche Farbe hat und eine leicht gerunzelte Oberfläche zeigt. Makroskopisch kann man bei dieser Spezies nur zwei Falten unterscheiden, von welchen es die äußere ist, welche an ihrer Außenfläche die erwähnte Pigmentierung zeigt. Auf der Höhe dieser Außenfalte finden sich dunkelschwarze, kaum wie eine Stecknadelspitze große Punkte, die Facettenaugen. Dieselben sind im hintersten Viertel des Randes am zahlreichsten und stehen hier dicht nebeneinander in ziemlich regelmäßigen Distanzen. Nach vorn zu werden sie seltener; man findet sie, zu zweien oder auch zu dreien gruppiert, in unregelmäßigen, aber sich allmählich vergrößernden Entfernungen.

Die Nerven, welche Mantel und Mantelrand versorgen, haben ihren Ursprung im Cerebral- und Visceralganglion. Eine Differenz hinsichtlich ihrer Verbreitung besteht bei den untersuchten Arten nicht, so daß die folgende, von Arca Noae entnommene Schilderung für die ganze Ordnung Gültigkeit hat.

Vom Visceralganglion geht jederseits nach vorn das Cerebrovisceralkonnektiv und seitlich der Kiemennerv ab. Nach hinten entsendet es zwei Nervenstämme. Der direkt nach hinten, auf der unteren Fläche des hinteren Schließmuskels verlaufende Stamm, der sich dichotomisch in zwei Äste teilt und dann weiter zerfällt, innerviert den Muskel und, wie es scheint, den Enddarm. Der mehr seitlich entspringende Stamm, der zwischen Muskel- und Kiemennerv liegt, geht zum Mantel. Auf der äußeren Grenze zwischen Muskel und Mantel zweigen sich dicht nacheinander zwei feine Aste ab, von denen der innere im Mantel, an der Grenze zwischen Körper und Mantel, verläuft, während der äußere von beiden, der hintere mittlere Mantelnerv, in der Mitte des Mantels dahinzieht. Beides sind sehr feine, zarte Nerven und lassen sich nur bis zur Mitte des Mantels gut verfolgen. Der Hauptstamm geht als hinterer äußerer Mantelnerv weiter und teilt sich in zwei Endäste, von denen der innere am inneren Kontur des Mantel-

randes verläuft, während der äußere mehr in der Mitte des Randes sich findet. Beide verschmälern sich außerordentlich bis zur Mitte der Längenausdehnung des Randes. Das Cerebralganglion giebt ab die Kommissur zu dem gleichnamigen Ganglion der Gegenseite, das Cerebropedal- und Cerebrovisceralkonnektiv, zwei Nervenstämme nach vorn und zum Rücken und zwei Stämme zum Mantel. Der äußere dieser letzteren spaltet sich in zwei Äste, welche im Mantelrande sich ramifizieren und sich mit den vom hinteren äußeren Mantelnerv stammenden vereinigen. Der innere dieser beiden Äste giebt im vorderen Drittel seines Verlaufes einen Seitenzweig nach innen ab, der in der Mitte des Mantels verläuft. Der zweite Nervenstamm, welcher vom Cerebralganglion entspringt und zum Mantel geht, zieht wie der hintere innere Mantelnerv an der Grenze zwischen Mantel und Körper hin. Es scheint, daß diese beiden im eigentlichen Mantel verlaufenden Nerven sich mit denen vereinigen, welche, in gleicher Weise sich verbreitend, vom Visceralganglion kommen. Ob alle diese Nerven, je vier vom Cerebral-



Figur I.

Schematische Darstellung des Nervensystems von Arca Noae L.

C Cerebral-, *P* Pedal-, *V* Visceralganglion; *com* vordere Kommissur; *nbr* Kiemennerv; *nm* Muskelnerv; *npp* nervus pallialis posterior; npi_1 innerer hinterer Mantelnerv; npm_1 mittlerer hinterer Mantelnerv; npe_1 äufserer hinterer Mantelnerv; *I*, *II* dessen Endzweige; *npa* nervus pallialis anterior; npi_2 innerer vorderer Mantelnerv; npm_2 mittlerer vorderer Mantelnerv; *Ia*, *IIa* Endzweige des vorderen Mantelnerven; — — — — wahrscheinliche Vereinigung der Nerven.

und Visceralganglion, untereinander durch Seitenzweigchen verbunden sind und so ein im Mantel und Mantelrand sich ausbreitendes Nervennetz darstellen, das konnte ich durch bloße Präparation nicht definitiv eruieren; eine solche Vereinigung wird aber durch die mikroskopische Untersuchung zur Gewißheit gemacht.

DUVERNOY (10) beschreibt in seinem großen Werke aus der Ordnung der Arcacea das Nervensystem von Arca inaequivalvis und Trigonia australis. Seine Schilderung, namentlich soweit sie Arca inaequivalvis betrifft, ist ziemlich knapp. Von dem Cerebralganglion entspringt nach ihm „un nerf palléal antérieur qui se distribue au manteau, après s' être bifurqué". Und vom Visceralganglion kommt „un tronc commun, qui se sépare bientôt en palléal postérieur" (pag. 84/85 l. c.). Über die Art und Weise des Verlaufes der Mantelnerven ist aber bei DUVERNOY nichts enthalten, wie auch die seine Schilderung illustrierende Figur nur die Ursprünge der Nerven zeigt, nicht aber deren weitere Ramifikation.

B. Spezielle Beschreibung.

Die indifferenten Zellen von Arca barbata, Noae und Pectunculus glycimeris — von den übrigen Arten habe ich keine Isolationen gemacht — sind, wie man an frischen und mazerierten Objekten sieht, teils Wimpern tragende, teils wimperlose Zellen von konischer oder cylindrischer Gestalt. Ihr basales Ende ist wurzelförmig ausgefasert, wie dies auch bei den gleichen Gebilden der Ostreaceen der Fall ist; der Kern, meist klein und kugelig von Gestalt, ist gewöhnlich central oder auch manchmal mehr basal gelegen. Die Wimpern, wo sie vorhanden, sitzen auf einem bei schwachen Vergrößerungen doppelt konturiert erscheinenden Saume auf, der sich bei Anwendung starker Systeme in eine doppelte Reihe dicht nebeneinander stehender Knöpfchen auflöst. In der äußeren Reihe derselben wurzeln die Wimpern, die innere ist mit der äußeren durch überaus zarte, untereinander parallel gestellte Fäserchen verbunden. Bei Pectunculus sind die Wimpern sehr lang; sie messen wie der Zellleib etwa 9 μ. Das Pigment, von dunkelbraunem Tone bei Arca barbata, von hellbraunem bei Arca Noae, von schwärzlichem Aussehen in den Zellen der Außenfläche des Randes bei Pectunculus glycimeris, besteht aus dicht aneinanderliegenden Körnern, welche den distal vom Kern gelege-

nen Teil des leicht granuliert erscheinenden Zellleibes einnehmen. Vom Kern ab proximalwärts kommt selten, und zwar dann nur bei Arca barb. und Pectunculus, in den Wimperzellen Pigment vor; bei Arca Noae ist dieser Teil der Zelle stets pigmentfrei.

Die Sinneszellen gleichen durchaus dem Schema, wie es von FLEMMING (14) aufgestellt wurde. Also: schmaler Hals mit leicht abgesetztem Köpfchen, auf dessen freier Fläche 4—8 feine Borsten stehen, welche die Wimpern der indifferenten Zellen nur wenig überragen; zwiebelförmige, kernhaltige Anschwellung des proximalen Teiles und direkter Übergang des letzteren in eine feine, variköse Nervenendfaser.

Ich wende mich nunmehr zur Schilderung der Resultate, welche man durch das Studium mikroskopischer Schnitte erhält. Aus Gründen, die in diesen Resultaten selber liegen, ist eine alle untersuchten Arten umfassende allgemeine Darstellung nicht angängig; nur die Verteilung der Muskeln und die Beschaffenheit der Bindesubstanz zeigt allenthalben übereinstimmende Verhältnisse. Es müssen vielmehr Arca barbata, Noae und tetragona gesondert betrachtet werden, auf diese folgt Arca lactea, dann Arca diluvii, dann Nucula nucleus und endlich Pectunculus glycimeris. Die Sehorgane sollen dann einer besonderen Besprechung unterzogen werden.

Arca barbata, Noae, tetragona.

Schnittpräparate bestätigen hinsichtlich der Konfiguration des Mantelrandes, was die Betrachtung mit unbewaffnetem Auge bez. mit der Lupe bereits ergeben hatte, daß der Mantelrand in drei Falten ausgeht, die ich als innere, mittlere und äußere Falte (PATTEN's velar-, ophthalmic- und shell fold) bezeichnen will (Fig. 1 *if*, *mf*, *af*). Bei Arca barbata ist in der Mantelzacke [1]) die Innenfalte, die hier zuweilen aus zwei bis vier Komponenten besteht (Fig. 1), ebenso wie im eigentlichen Mantelrande stets höher als die beiden anderen Falten. Bei Arca Noae ist in der Mantelzacke die Innenfalte die höchste, im eigentlichen Mantelrande die Mittelfalte, bei Arca tetragona ist die Innenfalte allenthalben niedriger als die mittlere.

1) Die Sonderung dieses Abschnittes rechtfertigt sich durch die Eigentümlichkeiten, welche die Verteilung der Augen in demselben im Vergleich zum eigentlichen Mantelrande darbietet.

Zwischen der Innenfalte, die innen in direkter Fortsetzung in die Innenfläche des Mantels übergeht, und der Mittelfalte ist eine verschieden breite Bucht, aus deren Grunde die Epicuticula entsteht (Fig. 1 *cu*).

Die Mittelfalte trägt die Augen (Fig. 1 *a*) und wechselt bei Arca Noae in ihrer Ausdehnung und in ihrem Aussehen häufig; es hängt das mit dem Auftreten und Verschwinden der Augen zusammen. Sie zeigt bei Arca barb. und tetr. zuweilen eine Zusammensetzung aus mehreren sekundären Falten, von denen gewöhnlich die innerste und höchste die Augen trägt.

Das Aussehen, welches die Außenfalte bietet (Fig. 1 *af*) ist bei allen drei Arten ein gleichmäßiges; sie ist stets einfach und durch eine breite und tiefe Bucht von der Mittelfalte getrennt.

Ich sagte, daß zwischen Innen- und Mittelfalte die Ursprungsstelle der Epicuticula sich findet[1]). Um sich am Schnitte über das Außen und Innen zu orientieren, muß man die Verteilung des Pigmentes berücksichtigen. Letzteres ist an allen Stellen des Mantelrandes bei den hier behandelten drei Arten am intensivsten entwickelt auf der Innenfläche, wie dies auch schon die Betrachtung mit bloßem Auge lehrt; es ist an der Außenfläche, wenn überhaupt, nur ganz spärlich vorhanden. Demnach ergiebt sich, daß die an der Außenseite der Innenfalte sich bildende Epicuticula über Mittel- und Außenfalte hinüberzieht, ohne denselben aufzuliegen, und daß somit die auf der Mittelfalte stehenden Augen von der jungen Epicuticula überdeckt sind. Dadurch habe ich mich in direkten und schroffen Gegensatz zu Patten (32) gebracht, der in seinen Figuren 45 und 55 l. c. die Epicuticula aus der Bucht zwischen Mittel- und Außenfalte entstehen läßt. Zwar sind die beiden Bilder Schnitten entnommen, welche von Pectunculus angefertigt wurden — die von Arca Noae stammende Figur 56 zeigt die Epicuticula überhaupt nicht —, doch vindi-

---

1) In einer neueren Abhandlung „über Molluskenaugen“ (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIII, Heft 3) giebt Carrière an, daß z. B. bei Arca die Epicuticula durch Sekretmassen verstärkt wird, „welche von dem Epithel der S c h a l e n s e i t e der mittleren Falte des Mantelrandes abgesondert werden“. Wenn ich den Autor richtig verstehe, so meint er also, daß die Außenfläche der Mittelfalte sich an der Bildung der Epicuticula beteilige. Dem kann ich nicht zustimmen. Die Bildungsstätte der Epicuticula, auf die ich mir vorbehalte im Schlußteile näher einzugehen, ist bei Arca ausschließlich die Bucht zwischen Innen- und Mittelfalte.

ziert PATTEN offenbar den Abbildungen, namentlich der schematisch gehaltenen Fig. 55, allgemeine Gültigkeit, und damit hat er Unrecht. Selbst für Pectunculus stimmen seine Zeichnungen nicht, wie wir noch sehen werden, denn auch bei dieser Spezies ist die die Augen tragende Falte nach außen von der Epicuticula gelegen. Wenn PATTEN hier nicht in den großen Fehler verfallen ist, wie es mir allerdings wahrscheinlich dünkt, Innen und Außen an seinen Präparaten verwechselt zu haben, so sind seine Abbildungen unverständlich.

An den Falten kann man folgende histiologischen Einzelheiten erkennen.

Die Innenfläche der Innenfalte der Mantelzacke zeigt bei Arca barbata eine nirgends unterbrochene, dunkelschwarzbraune Pigmentierung; bei Arca Noae und tetragona findet man unregelmäßig wechselnde Stellen, in welchen das Pigment fehlt. In derjenigen Partie des eigentlichen Randes, welche vom Byssusaustritt zum vorderen Körperende sich hinzieht, ist kein Pigment, auch nicht bei Arca barbata vorhanden, oder es ist doch nur ganz spärlich entwickelt. Die Epithelzellen sind in Mittel 9 μ hoch und 3,6 μ breit und enthalten einen zentral gelegenen, ovalen oder stäbchenförmigen Kern. Auf der Außenfläche der Falte sind die Zellen 12,6 μ hoch und 5,4 μ breit; der Kern, meistens in der proximalen Hälfte liegend, hat dieselbe Breite wie die Zelle und zeigt einzelne wie Nucleolen erscheinende Granula. Auf der basalen Hälfte der Außenfläche, welche der jungen Epicuticula zugekehrt ist, sind die Epithelzellen wimperlos und bei allen drei Arten nicht pigmenthaltig. Auf der Innenfläche, die nach dem Mantelraum sieht, sind sie bewimpert; sie enthalten Pigment von der Stelle des Randes ab, welche vom Byssusaustritt nach hinten sich erstreckt. Die Bewimperung beginnt auf der Höhe der Innenfalte und erhält sich auf der ganzen Innenfläche des Mantelrandes und des Mantels. Zwischen den pigmenthaltigen Wimperzellen findet man, wenn auch nicht häufig, pigmentfreie und nicht bewimperte vor, deren Kern basal, d. h. an der Grenze zwischen Epithel und Bindesubstanz liegt, größer und umfangreicher als der der übrigen Epithelzellen ist und gleichzeitig eine, wenn auch mäßige, so doch deutliche spindelförmige Anschwellung der betreffenden Zelle bedingt. Es sind dies die Sinneszellen, Pinselzellen FLEMMING's. Auf der Innenfläche der Innenfalte erkennt man ferner, besonders gut bei Arca Noae, weil hier das Pigment weniger mächtig und weniger dunkel ist, als bei Arca tetragona und barbata, Becherzellen (Fig. 5 *bc*).

Dieselben sind im allgemeinen nicht sehr häufig und haben entweder die bekannte, den Namen gebende Form, in welchem Falle die Theca mit kleinen, dicht aneinander gedrängten Tropfen erfüllt ist, die in Boraxkarmin eine intensiv rote, fast metallisch glänzende Farbe angenommen haben. Oder aber es erscheinen diese Becherzellen auf einem anderen Stadium der Sekretion als breite, leicht granulierte Cylinderzellen mit längsovalen großen Kernen, welche die Farbstoffe wenig annehmen.

Bezüglich der Pigmentverteilung, wie sie sich an Schnitten zeigt, die bis tief in den Mantel hinein gemacht wurden, ist noch zu bemerken, daß sich in der Bindesubstanz der Innenfalte, besonders ausgeprägt bei Arca barbata, sehr zahlreich Zellen finden, welche große, bald runde, bald oblonge, bald spindelförmig in die Länge gezogene Gebilde darstellen, in denen das Pigment massenhaft, in Form von dicht gehäuften braunen Körnern vorkommt. Andere ähnliche Zellen in derselben Region enthalten nur wenig Pigment. Weiter abwärts, d. h. mehr mantelwärts, aber noch im Rande, sind solche Zellen seltener, und erst im eigentlichen Mantel selber finden sie sich wieder in sehr großer Zahl, mit Pigment stellenweise vollgefüllt, im Bindegewebe vor.

Das Epithel der Mittelfalte ist bei Arca Noae auf der Innenfläche, also auf der der Epicuticula zugekehrten Seite ein niedriges Cylinderepithel von etwa 5 μ Höhe. In der basalen Hälfte der Innenseite, entsprechend der Ursprungsstelle der Epicuticula, ist das Epithel pigmentfrei und wimperlos; in der distalen Hälfte dagegen intensiv pigmentiert und bewimpert. Auf der Außenseite wird das Epithel höher und erreicht dann die Maße, welche die Zellen der Innenseite der Innenfalte darbieten. Die Pigmentierung ist hier eine ganz inkonstante.

Bei Arca barbata, wo die Mittelfalte zuweilen aus zahlreichen sekundären Falten besteht, ist dieselbe durch eine sehr breite Bucht von der Innenfalte getrennt. Ihre innerste Komponente, welche die höchste ist und gewöhnlich die Augen trägt, hat in der basalen Hälfte der Innenfläche, also entsprechend dem Ursprung der Epicuticula, pigmentfreie Epithelzellen. Ihre übrigen Partieen sind pigmenthaltig, jedoch ist hier das Pigment nicht so massig und dunkel, wie an der Innenfläche der Innenfalte. Erst an der Außenfläche der zu äußerst gelegenen Komponente treten wieder ganz pigmentfreie Stellen auf. Von der Höhe ab basalwärts, in einer Ausdehnung von 0,57 mm (gemessen an einem 5 $^1/_2$ cm langen [illegible]re), sind die Epithelzellen, die eine niedrig cylin-

drische Gestalt besitzen und keine Wimpern haben, pigmentiert; dann kommt eine 0,5 mm lange Strecke, in der das Pigment fehlt. Die Epithelzellen dieser Strecke gewähren ein ganz eigentümliches Aussehen (Fig. 2). Zunächst zeigen sie eine sehr ausgeprägte Anordnung zu verschieden breiten Zotten, was deswegen beachtenswert ist, weil sonst der freie Kontur der Epitheldecke ein fast durchweg glatter ist. Die Zellen selber sind ungemein hoch (Fig. 2), 30,6 μ — die anderen Epithelzellen messen nur 9 bis höchstens 12 μ — und sehr schmal, 1,8 bis 2,7 μ. Der freie Rand dieser Zellen ist doppelt konturiert und zeigt sich hier und da von einem Körnchenbrei bedeckt. Ihr Kern hat die genaue Breite der Zellen selber und eine ungefähre Länge von 12,2 μ, ist also fast halb so lang wie die ganze Zelle und erscheint demnach stäbchenförmig. Ob wir es hier mit einem mit besonderer Funktion ausgestatteten Sinnesepithel zu thun haben, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Isolationsversuche, die bei den Arcaceen überhaupt sehr schwer zu einem guten Resultate führen, gaben mir keinen Aufschluß; an Schnittpräparaten, auch wenn sie von vergoldetem Materiale gemacht wurden, ließ sich ebenfalls ein definitives Urteil nicht gewinnen. Das ganz eigenartige Aussehen dieser Zellen aber, das sie in denkbar schärfster Weise in einen Gegensatz zu den übrigen Epithelzellen von Arca setzt, macht es mir wahrscheinlich, daß es sich in der That hier um Sinneszellen mit besonderer, d. h. nicht dem Tastsinn dienender Funktion handelt.

Der Übergang des soeben geschilderten Abschnittes der Außenfläche der äußersten Komponente der Mittelfalte zum proximalen Reste ist ein ganz plötzlicher. Hier enthalten die Zellen, welche niedrig sind, circa 7 μ messen, ein spärliches Pigment, das in Form orangefarbener Körner in ihnen vorhanden ist.

In gleicher Weise wie bei Arca barbata ist die Mittelfalte bei Arca tetragona gestaltet, während jene hohen Zellen sich viel weniger ausgesprochen bei Arca Noae finden.

Die Außenfalte endlich zeigt bei allen drei Arten auf dem Längsschnitte lanzenförmige Gestalt und ist von der Mitte ab nach hinten niedrigerer als die übrigen Falten. Ihre Innenfläche ist von einem niedrigen, höchstens 7 μ in der Länge messenden cylindrischen oder kubischen Flimmerepithel bekleidet, das kreisrunde, basal gelegene Kerne enthält. Gegen die Spitze der Falte gewinnt das Epithel ein anderes Aussehen. In einer linearen Ausdehnung, die ungefähr das distale Drittel beträgt auf der

Innenseite, und von der Spitze ab nach außen umbiegend auf der ganzen Außenfläche des Mantelrandes und des Mantels ist es circa 36 μ hoch und von ganz besonderer Form (Fig. 3). Es ist ausschließlich Drüsenepithel, d. h. jede einzelne Zelle stellt eine Drüse dar; anders geartete Gebilde kommen hier nicht vor. Das Sekret, welches die Zellen enthalten und absondern, ist so klebriger Natur, daß, wenn man am konservierten Materiale den Mantelrand und Mantel von der Schaleninnenfläche loslösen will, oft große Partien der Außenfläche des Mantels an jener haften bleiben, so daß man im Schnitt häufig weite Strecken von Epithel entblößt antrifft. Die Zellen erscheinen als parallele Stränge, die auf einer scharf konturierten Basalmembran aufsitzen, welche sie gegen die Bindesubstanz des Randes bezw. des Mantels abgrenzt (Fig. 3). Diese parallelen Stränge, die eine Breite von ungefähr 4 μ bis 12 μ haben, bieten ein verschiedenartiges Aussehen dar. Die einen sind in Boraxkarmin ganz blassrot gefärbt und sind homogen, andere haben fast gar keine Farbe angenommen und erscheinen aus einzelnen, dicht gedrängt stehenden Körnchen zusammengesetzt. Eine dritte Form endlich besteht bald aus verschieden großen Tropfen, bald aus polygonalen Schollen, die sehr häufig breite Zwischenräume zwischen sich haben, das eine Mal blaßrot und homogen, das andere Mal fast farblos und gekörnt erscheinen (Fig. 3). Die parallelen Stränge werden gegeneinander abgegrenzt durch zarte Membranen die sich in Boraxkarmin intensiv färben. Zwischen diesen Strängen findet man häufig tiefrot gefärbte, spindlige oder rundliche kleine Körper von kernähnlichem Habitus, die in einer sehr schmalen, von einer Membran umschlossenen Zelle liegen. Die eigentlichen Kerne jener breiten, mit dem klebrigen Inhalte erfüllten Stränge liegen tief in der Basis dicht an der Grenzmembran. Jeder solcher Strang ist also eine Zelle, und zwar eine Drüsenzelle. Im ruhenden Zustande bieten sie das Aussehen dar, das zuerst erwähnt wurde, während der Sekretion zeigt ihr Inhalt eine Zusammensetzung aus Körnchen, vor der Ausstoßung des Sekretes sind sie mit großen Tropfen erfüllt, um dann zusammenzufallen und als ganz schmale Stränge zu erscheinen. Sie können sich dann offenbar aus diesem erschöpften Zustande wieder regenerieren; denn Bilder, die auf eine Umwandlung der Zellen der Bindesubstanz zu solchen Drüsenzellen hindeuteten, habe ich nie angetroffen; ein Ersatz der erschöpften Zellen des Außenepithels vom Bindegewebe aus hat also nicht statt.

Wenn wir fragen, welches der Zweck dieses massenhaft abge-

sonderten Sekretes ist, so kann meines Erachtens nur eine Antwort darauf erfolgen, nämlich daß das Sekret mit zum Aufbau der Schale verwendet wird. Daß es mit der Bildung der Epicuticula nicht das Geringste zu thun hat, davon überzeugt man sich an guten Schnitten auf das leichteste, denn diese entsteht nur in der Bucht, welche zwischen Innen- und Mittelfalte sich findet, und ist kein Drüsenssekret, sondern offenbar ein durch Umwandlung von Epithelzellen in hornige Substanz geliefertes Produkt. Um etwaige Bewegungen des Mantels an der Schaleninnenfläche zu erleichtern, kann das Sekret ebenfalls nicht dienen, dazu ist dasselbe viel zu zäh und klebrig. Man muß also meines Erachtens seine Bedeutung in der oben angegebenen Richtung suchen, und ich betrachte demgemäß das Epithel der Außenfläche des Randes und des Mantels in seiner Gesamtheit als eine kalkbereitende, aus lauter selbständigen Zellen bestehende Drüse.

Bezüglich der Nervenverteilung im Mantelrande der bisher besprochenen und noch zu besprechenden Arten der Arcaceen ist nicht viel zu sagen. Man findet die mehr oder minder kreisrunden Querschnitte der beiden ringförmig den Rand durchziehenden Mantelnerven, außerdem Längs- und Schrägschnitte von Nervenfasern, welche beide Stämme verbinden. Ferner sieht man in günstigen Fällen von diesen Ästen aus feine Fibrillen zum Epithel gehen; im allgemeinen aber sind die letzten Ramifikationen der Nerven, selbst in Goldpräparaten, außerordentlich schwer zu erkennen, ja meistens ist es unmöglich, im Schnitt Nerven- und Bindegewebsfibrillen zu unterscheiden. Ich führe das nur an, weil Patten (32) auf Tafel 30, Fig. 57 und 64 l. c. Abbildungen von Schnittpräparaten von Arca barbata giebt, die, wenn sie keine Phantasiegebilde, sondern eine Darstellung thatsächlicher Verhältnisse wären, unsere gesamten bisherigen Anschauungen über die Endigungsweise sensibler Nerven und unsere physiologischen Vorstellungen vom Zustandekommen einer Empfindung umwälzen müßten. Nach Patten nämlich endigen die letzten Nervenausläufer frei im Epithel, d. h. sie verlaufen zwischen und auf den Zellen und hören, ohne in besondere Terminalgebilde überzugehen, im Epithelsaume auf. Auf dem Wege durch das Epithel geben diese Nerven feinste Reiserchen zu den indifferenten Zellen ab und bilden so ein die letzteren gewissermaßen umspinnendes Netz. Diese geradezu verblüffenden Abbildungen werden pg. 662—665 l. c. in einem „Nerve endings“ überschriebenen Abschnitte erläutert. Die Lektüre desselben gehört zu dem Peinlichsten, was die Patten'sche Arbeit darbietet.

Dem Autor fehlt jegliche physiologische Vorkenntnis, daher sind die ganzen Auseinandersetzungen so unglaublich verworren und stehen in so krassem und unbegründetem Gegensatze zu allen bisher bekannten Thatsachen. Ich glaubte, auf diesen Abschnitt und namentlich die erwähnten Figuren hinweisen zu müssen, um mich vor dem etwaigen Vorwurfe zu schützen, als wäre mein über die PATTEN'sche Abhandlung im ersten Teile meiner Arbeit gefälltes Urteil zu hart. In der That giebt es wohl kaum eine kritiklosere Beobachtung, als die ist, welche eine freie Nervendigung zwischen Epithelzellen konstatieren will.

Unerwähnt blieben bisher die im Mantelrande von Arca Noae, barbata und tetragona sich findenden Drüsen. Über deren Verteilung ist folgendes zu bemerken: Die ganze Innenfläche des Randes bis in die Spitze der Innenfalte besitzt Drüsen, die Außenfläche der Falte, also diejenige, welche der Ursprungsstelle der Epicuticula zugekehrt ist, ist drüsenfrei. Besteht die Innenfalte aus mehreren Komponenten, so haben die kleinen äußeren derselben auf beiden Seiten Drüsen. Die Mittelfalte hat Drüsen oder entbehrt derselben, je nachdem ein Auge vorhanden ist oder fehlt. Ist das letztere der Fall, fehlt das Auge, so sind an der Außenseite Drüsen vorhanden, an der Innenseite nur in der distalen Hälfte, während die proximale Hälfte, welche zur Epicuticula in Beziehung steht, unter allen Umständen drüsenfrei ist. Ist dagegen ein Auge vorhanden, so fehlen die Drüsen in der betreffenden Falte oder sind nur ganz spärlich an ihrer Außenseite zu treffen (Fig. 9 *dr*). Hat die Mittelfalte mehrere Komponenten, so enthalten diejenigen, auf denen die zusammengesetzten Augen nicht stehen, Drüsen auf beiden Seiten. In der Außenfalte kommen Drüsen nur im proximalen Drittel an der Innenseite vor, in den beiden distalen Dritteln fehlen sie.

Man kann je nach der Färbung, welche diese Drüsen in basischen Anilinfarben, namentlich in dem Bismarckbraun der Berliner Anilinfabrik annehmen, zwei Formen unterscheiden, die als Drüsen von differenter Funktion zu betrachten sind. Die eine Form sind Schleimdrüsen und färben sich in dem erwähnten Anilinstoff dunkelbraun (Fig. 4 *dr*). Dies ist, wie allgemein bekannt, eine Mucinreaktion. Die andere Form bleibt in dem erwähnten Farbstoff hell (Fig. 5 *dr*) oder nimmt höchstens einen leicht strohgelben Farbenton an. Die dunkelbraunen Drüsen, die sich vorwiegend in den äußeren Komponenten der Innenfalte und in den anderen Falten finden, haben Flaschenform; ihr Fundus

liegt in der Bindesubstanz dicht unter dem Epithel, reicht aber nie tiefer in die Substanz des Randes hinab, also nicht bis in die Muskulatur. Ihr sehr schmaler, ebenfalls intensiv gefärbter Ausführungsgang geht in das Epithel hinein, und zwar entweder in Intercellularlücken oder in Becherzellen. Die Färbung ist eine so intensive in dem basischen Anilinfarbstoff, daß man histiologische Details kaum noch erkennen kann, man sieht nur eine dunkelbraune Masse (Fig. 4 *dr*). Die Entscheidung darüber, ob wir es hier mit ein- oder mehrzelligen Drüsen zu thun haben, kann man daher erst fällen, wenn man einen reinen Kernfarbstoff anwendet, z. B. Alaunkarmin. Danach wird die einzellige Natur dieser Gebilde zweifellos, und man konstatiert ferner, daß das Drüsensekret in den Zellen, wie in den Ausführungsgängen aus dicht gedrängten Tropfen besteht.

Einen ganz andern Anblick gewähren die blassen Zellen, die sich ausschließlich auf der Innenfläche der Innenfalte und des Mantelrandes finden. Die in Bismarckbraun kaum gelbliche Färbung (Fig. 5 *dr*). dieser Gebilde läßt bei Anwendung mittlerer Vergrößerungen die Differenz der Innenfläche und der übrigen Partien schroff in die Augen springen (cfr. Fig. 4 und 5). Ja, es wird diese Differenz noch dadurch vermehrt, daß ganz äußerst spärlich an der Innenfläche auch dunkelgefärbte, also Mucin haltige Drüsen sich finden (Fig. 5 dr_1). Gerade das zerstreute Vorkommen dieser letzteren in der Region der blassen Drüsen macht es zur Gewißheit, daß wir es hier mit zwei Formen von verschiedener physiologischer Wertigkeit zu thun haben. Denn einmal sind die in den basischen Anilinen sich dunkel färbenden Drüsen viel kleiner als die darin hell (Fig. 4 *dr*, Fig. 5 *dr*) bleibenden; die größten von jenen haben 24 μ Durchmesser am Fundus, die mittleren von diesen messen circa 60 μ. Dann liegen die dunkel gefärbten Drüsen, wie schon bemerkt, stets dicht am Epithel (Fig. 4), ihre größte Entfernung von dessen Basis beträgt 76 μ, während die hellen bis zu 100 μ tief in die Substanz des Randes eingebettet sind. Endlich drittens fehlen jegliche Übergänge der einen Form in die andere, beide finden sich vielmehr unvermittelt neben einander. Wohl trifft man helle Drüsen, in denen sich einige dunklere Stellen zeigen, aber diese rühren von Pigment her, nicht von umgewandeltem Zellplasma. Die Gestalt dieser Gebilde ist, wie die der dunklen, eine flaschenförmige (Fig. 5 *dr*). In ihrem stets tief in die Substanz des Randes, oft zwischen Muskelfasern eingebetteten Fundus findet sich der relativ große Kern (Fig. 5 *dr*).

Ihr Ausführungsgang, der immer sehr lang ist und bei den meisten in seiner vollen Ausdehnung gesehen werden kann, da er gestreckt verläuft (Fig. 5) — im Gegensatz zu dem der anderen Drüsen, wo man, infolge seines gewundenen Verlaufes, selten den ganzen Ausführungsgang im Schnitt hat — ist ebenso blaß gefärbt, wie die Drüsenzelle selber und mündet in Becherzellen (Fig. 5 *be*). Das Plasma dieser Drüsenform erscheint fast homogen; nur mit homogener Immersion kann man an ihm eine zarte netzförmige Zeichnung erkennen. Während die sich dunkel färbenden Drüsen überaus zahlreich sind, kommen bis in den Mantel hinein die hell bleibenden Drüsen sehr viel spärlicher vor. An Schnitten, die von einem in Boraxkarmin durchgefärbten Materiale gemacht sind, und bei Betrachtnng mit schwachen Vergrößerungen sind sie deswegen überhaupt nicht zu erkennen; erst Schnittfärbung und Anwendung stärkerer Systeme (z. B. Zeiss D) macht sie deutlich.

Über die wahrscheinliche Funktion dieser Drüsen will ich mich erst später auslassen, wenn ich die Beschreibung des Mantelrandes der übrigen Arcaceen werde gegeben haben.

Bezüglich der Arca lactea kann ich mich kurz fassen. Die Konfiguration des Mantelrandes, die Beschaffenheit der Epithelzellen in dessen verschiedenen Partieen, die Verteilung der Drüsen entspricht vollkommen dem, was man bei Arca barbata, Noae und tetragona sieht; das dort Gesagte findet auch hier Anwendung, mit der wichtigen Abweichung jedoch, daß Arca lactea des Pigmentes völlig entbehrt, und daß Augen im Mantelrande nicht vorkommen.

Arca diluvii. Gleich Arca lactea besitzt diese Spezies keine Augen. Der Mantelrand endet in nur zwei Falten, einer inneren und äußeren. Erstere ist hoch, letztere niedrig; zwischen beiden findet sich die Ursprungsstätte der Epicuticula. Die Innenfalte ist einfach, von handschuhfingerförmiger Gestalt auf dem Längsschnitte; die Außenfalte, ebenfalls einfach, bietet bei mikroskopischer Betrachtung ein kolbiges Aussehen und ist ungefähr nur den vierten Teil so hoch, wie die Innenfalte.

Bezüglich der feineren histiologischen Details ist folgendes anzuführen.

Das Epithel der Innenfalte hat eine ungefähre Höhe von 5,4 μ und ist auf der Innen-, wie auf der Außenseite bewimpert. Der Kern, welcher den basalen Abschnitt der Zelle einnimmt, ist von länglicher Gestalt. Im proximalsten Teile der Außenfläche der Falte enthalten die Epithelzellen Pigment, das von orange-

gelber Farbe ist, in nur spärlicher Menge sich in den Zellen findet und nur strichweise vorkommt. Außerdem unterscheiden sich die Epithelzellen der Innen- und Außenseite der Falte dadurch, daß sie innen nur halb so breit sind, wie außen.

Man kann an der Innenfalte zwei Abschnitte unterscheiden, einen mit einem in großer Masse vorhandenen Sekret erfüllten und einen Sekret leeren. Der Sekret erfüllte Abschnitt ist der proximale, der Sekret leere der distale. Wenn ich den distalen Abschnitt der Falte den Sekret leeren nenne, so soll damit nicht gesagt sein, daß in demselben keine Drüsen vorkämen. Es finden sich in der That einige in demselben vor; indessen sind sie erstens wirkliche Schleimdrüsen, d. h. sie färben sich ungemein intensiv in basischen Anilinfarben, zweitens sind sie nur sehr spärlich vorhanden und münden auf der Außenseite der Falte, während die Sekretmassen, welche den proximalen Abschnitt erfüllen, nach innen, also nach dem Mantelraume zu entleert werden. Die Innenfalte setzt sich unmittelbar fort in die Innenfläche des Randes, und auch hier finden sich diese Sekretmassen vor (Fig. 6 *i*). Im eigentlichen Mantel dagegen fehlen sie vollständig; die Grenze zwischen beiden Regionen hier ist scharf und entspricht dem proximalen Kontur der weiter oben bei der allgemeinen Beschreibung erwähnten gerunzelten Leiste. Jene weißliche Leiste ist somit der makroskopische Ausdruck dieser Sekretmassen. Das eigentümliche, dieselben charakterisierende Moment ist das, daß diese Massen nicht, wie bei den bisher besprochenen Arciden, an bestimmte histiologisch differenzierte Gebilde, ich meine Drüsen, gebunden sind, sondern daß sie in amorpher Form, als ein Tropfenkonvolut, in die Substanz des Randes und dessen Falte infiltriert sind (Fig. 6 *sm*). Innerhalb der Falte ist die Grenze der Sekretmassen nach außen die Medianlinie, innerhalb des Randes verschiebt sich diese Grenze nach außen, und hier werden häufig zwei Drittel von dessen Dickendurchmesser vom Sekret erfüllt. Die Sekretmassen bestehen aus dicht gedrängten Tropfen, welche sich in Bismarckbraun, in scharfer Differenz zu den eigentlichen Mucindrüsen, hellgelb, in Eosin-Hämatoxylin intensiv leuchtendrot gefärbt haben. Das Bindegewebe, das bei Behandlung der Schnitte mit der letzterwähnten Doppelfärbung einen graublauen Farbenton bekommt, durchsetzt in bald breiten, bald schmalen Strängen, bald in Form einzelner Fibrillen die Sekretmassen, diese so in ungleichmäßige, ungleich begrenzte und miteinander kommunizierende Abschnitte zerlegend (Fig. 6 *b*). Die Muskeln der Falte bezw. des Randes, welche nach

derselben Doppelfärbung rot erscheinen [1]), durchsetzen ebenfalls die Sekretmassen die Kreuz und die Quer. Endlich finden sich noch zerstreut die ovalen Kerne des Bindegewebes und die kreisrunden der Muskeln, nach Anwendung der genannten Doppelfärbung tiefblau aussehend. Die Mündung der Sekretmassen nach außen geschieht nicht durch Becherzellen, sondern durch Intercellularlücken, in denen man die Tropfen des Sekrets bei Färbung mit Eosin-Hämatoxylin als flammendrote Gebilde zwischen den kaum rosa angehauchten Zellleibern des Epithels deutlich erkennen kann.

Von der Basis der Innenfalte nach außen, wo die Epicuticula entsteht, erhebt sich die Außenfalte, die etwa halb so breit wie hoch ist. Ihre äußere Seite geht unmittelbar in die des Randes und des Mantels über. Das bewimperte Epithel ist niedrig, ohne besondere charakteristische Eigenschaften; in der Substanz der Außenfalte kommen Drüsen nicht vor.

Im eigentlichen Mantelrande dagegen, d. h. proximal von der Ursprungsstelle der Falte, wird das mikroskopische Bild interessanter, und zwar sowohl durch die Form der Epithels, wie durch das Auftreten von Drüsen. In einer ungefähren Ausdehnung von 0,9 mm am ausgewachsenen Tiere besteht das Epithel der Außenfläche des Randes aus 27 μ hohen und 3,6 μ breiten Zellen (in der Falte sind die betreffenden Maße 9 : 4,5 μ), deren Kerne 7,2 μ lang sind, basal liegen und zahlreiche Körnungen zeigen. Unter diesem Epithel, das eine leichte Anordnung zu Zotten erkennen läßt, finden sich nun in größter Mächtigkeit Düsen vor (Fig. 6 *dr*), die in der Nähe der Falte, wie des Mantels etwas weniger dicht stehen als zwischen diesen beiden Punkten. Es sind einzellige, bisweilen mit zwei Kernen versehene, flaschenförmige Gebilde, deren Größe zwischen 7,2 μ und 21 μ schwankt; die dem Epithel am nächsten liegenden sind von dessen basaler Fläche 7,2 μ, die am tiefsten in die Substanz des Randes eingebetteten 54 μ entfernt. Es sind das echte Mucindrüsen; sie färben sich in basischen Anilinfarben, namentlich in Bismarckbraun, intensiv (Fig. 6), in Eosin-Hämatoxylin blau. Auch die letzere Farbenreaktion dieser Gebilde, das Zurückweisen des sauren Anilinfarbstoffes und die Annahme des Hämatoxylins ist eine Mucinreaktion. Die Drüsen haben schmale, strangförmige Ausführungsgänge von etwa 4 μ

1) Denjenigen, welche eine Nachuntersuchung anstellen wollen, möchte ich anempfehlen, die oben erwähnte Doppelfärbung in zwei Zeiten vorzunehmen, etwa so, wie ich die Prozedur in meinem "Leitfaden für histiologische Untersuchungen" beschrieben habe.

Breite, die sich in basischen Anilinfarben ebenfalls intensiv tingiren und in Epithellücken münden. Die Differenz im Aussehen der Innen- und Außenfläche des Randes, wie sie durch die verschiedene Färbung der Drüsen bezw. der Sekretmassen bedingt wird, ist namentlich bei Anwendung schwacher Vergrößerungen außerordentlich deutlich und in die Augen springend (Fig. 6).

Abwärts, d. h. mehr mantelwärts von der drüsenhaltigen Stelle sind in dem Epithel der Außenfläche des Randes zahlreiche Becherzellen vorhanden, deren Inhalt dieselben Farbenreaktionen darbietet, wie die Drüsen.

Das Epithel der Außenfläche des Mantels selber zeigt genau die gleichen Eigenschaften, wie das Epithel der Außenfläche bei Arca barbata, Noae und tetragona (Fig. 3); das dort Gesagte findet hier volle Anwendung.

Bei Nucula nucleus fehlen im Mantelrande Pigment, Augen und Drüsen, sonst aber ist seine Konfiguration wie bei den Arciden.

Pectunculus glycimeris. Der Rand endet, wie bereits weiter oben erwähnt wurde, in nur zwei Falten, einer inneren und einer äußeren, die durch die Epicuticula, welche sich auf dem Grunde zwischen beiden entwickelt, von einander getrennt werden. Beide Falten sind von ziemlich gleicher Höhe, und es ist die äußere von ihnen, welche die Augen trägt. Pattens (32) Fig. 45 Taf 20 l. c., auf welcher die innere Falte die Augen trägt, giebt die Verhältnisse falsch wieder. Die Außenfläche des Randes enthält, wie schon früher hervorgehoben, Pigment; die Innenfläche ist nur wenig und dann nur ganz dicht unter der Falte pigmentiert. Innen geht letztere in den gerunzelten Wulst über, der sich scharf gegen den Mantel absetzt, so daß dadurch die innere Grenze des Randes sehr deutlich hervortritt. Ihr genau entsprechend findet sich die Grenze auf der Außenfläche, die sich äußerlich dadurch dokumentiert, daß der leicht faltige Rand — faltig, da er sich in die nur im Randteile der Schaleninnenfläche vorhandenen Riefen hineinlegt — in scharf markierter, kammartig etwas hervorspringender Linie vom Mantel absetzt.

Die Innenfalte ist einfach, von kegelförmiger Gestalt im Längsschnitte. Ihr Epithel ist nicht auf allen Punkten gleich beschaffen. Von der Spitze nach außen bis etwa $^1/_3$ der linearen Ausdehnung und von ebendaher nach innen bis zur halben Höhe haben die bewimperten Epithelzellen am ausgewachsenen Tiere etwa 12,6 μ Höhe und 5,4 μ Breite. Der Kern ist kreisrund, mißt 3,6 μ und liegt basal. Auf der Außenseite abwärts vom

distalen Drittel, also in der Gegend der Bildungsstätte der Epicuticula, hat das Epithel nur 5,4 μ Höhe und ist wimperlos. Im Grunde der zwischen Innen- und Außenfalte befindlichen Bucht geht das Epithel allmählich in das über, welches die junge Epicuticula liefert. In der proximalen Hälfte auf der Innenfläche der Innenfalte wird das Epithel 21 μ hoch und 2,7 μ breit, der Kern wird längsoval, stäbchenförmig, 9 μ im Längsdurchmesser. Er liegt basal und füllt in der Breite seine Zelle vollständig aus. Dieses Epithel erhält sich unverändert in derselben Gestalt auf der ganzen Innenfläche. Im eigentlichen Mantel sind die Zellen dann nur halb so hoch, aber doppelt so breit wie jene.

Von histiologisch größtem Interesse und, wie ich glaube, von physiologisch hervorragender Bedeutung sind die Sekretmassen, die man in der Innenfalte und der Innenfläche des Randes antrifft. Diese Massen stellen nicht, wie bei Arca diluvii, ausschließlich eine amorphe Infiltration der Bindesubstanz dar, noch sind sie, wie bei Arca barbata, Noae und tetragona, nur an Drüsenzellen gebunden; es hat hier vielmehr ein intermediäres Stadium Platz gegriffen, indem die Falte amorphe Massen enthält, der Rand, d. h. jene bei gewöhnlicher Betrachtung milchweiß erscheinende, gerunzelte Leiste Drüsen. Das Sekret ist im Rand (Fig. 7 *sm*), wie in der Falte ganz außerordentlich massenhaft vorhanden, wie dies schon PATTEN (32) ganz richtig am lebenden Tiere konstatiert hat. Die ganze Innenfalte bis in die Spitze hinein, auf Innen- und Außenseite, bis tief in die Partieen, die man schon als zur Außenfalte gehörig betrachten kann, ist voll von amorphen Sekretmassen. Dieselben färben sich in Eosin-Hämatoxylin leuchtendrot, in Bismarckbraun hellgelb, gleichen also den ähnlichen Massen, die man bei Arca diluvii findet. Sie erscheinen unter den verschiedensten Formen: in Gestalt von breiten, keulenförmigen Strängen, als aneinander gereihte Schollen aller möglichen Größen, als Tropfenkonglomerate, als körnige Scheiben etc. Zuweilen klebt einzelnen dieser Gebilde ein kleiner, in Eosin-Hämatoxylin tiefblau, in Bismarckbraun tiefbraun gefärbter Kern an. Durchsetzt werden diese Massen von Bindegewebszügen und von Muskelfasern, welch' erstere blaugrau sind, während letztere tiefrot erscheinen, aber nicht den leuchtenden Glanz der Sekretmassen besitzen.

An der Grenze zwischen Falte und Rand finden sich keine amorphen Massen mehr, sondern in geringer Zahl Drüsen vor, die sich in Eosin-Hämatoxylin ebenso wie die Massen gefärbt haben, in Bismarckbraun aber einen hellbraunen Farbenton angenommen

haben. Während diese Drüsen tief ins Bindegewebe eingebettet sind, finden sich in derselben Region andere Drüsen, die näher am Epithel liegen, sehr spärlich sind und exquisite Mucinreaktion darbieten, d. h. in Eosin-Hämatoxylin sich blau, in Bismarckbraun sich dunkelbraun gefärbt haben. Beide Drüsenformen haben nichts miteinander gemein, denn jede mündet für sich, nie geht eine in die andere über.

Im Rande selber, also entsprechend der gerunzelten Leiste, fehlen die Mucindrüsen, und es sind nur die der ersten Form vorhanden. Aber so massenhaft, so dicht gedrängt (Fig. 7 *sm*), daß man von dem Zwischengewebe an Schnitten, die von gut konserviertem Materiale stammen, fast gar nichts wahrnehmen kann, In Bismarckbraun haben sie sich gelbbräunlich, in Eosin-Hämatoxylin flammendrot gefärbt (Fig. 7). Man kann zwei Hauptformen unterscheiden, zwischen denen sich alle Übergangsstadien finden; die einen Drüsen erscheinen homogen, die anderen bestehen nur aus dicht gedrängten, kleinen Tröpfchen (Fig. 7). Letztere trifft man allein im Epithel, und zwar in Lücken desselben (Fig. 7 *a*), — denn diese Drüsen, wie die Sekretmassen, münden durch interepitheliale Lücken nach außen, nicht durch Becherzellen —, die homogene Form ist also nur eine Vorstufe der als Tropfenkonvolut erscheinenden. Es sind flaschenförmige, einzellige Gebilde, die vom Epithel bis tief in die Substanz des Randes eingebettet sich finden. Sehr schwache Bindegewebszüge und hie und da einzelne in der Längsachse verlaufende Muskelstränge sind zwischen ihnen zu sehen (Fig. 7 *mm*).

Die Außenfalte hat eine fast keulenförmige Gestalt im Längsschnitte. Ihr Epithel bietet dieselben Eigentümlichkeiten wie das der Innenfalte dar. Beim Übergange zum Rande wird es bedeutend höher, etwa um das Dreifache, und hier findet sich jene oben erwähnte kammartige Leiste, die auf dem Längsschnitte als eine Falte von pilzhutähnlicher Gestalt sich darstellt. Proximalwärts dieser Leiste hat das Epithel wiederum eine andere Gestalt. Es ist fast doppelt so hoch wie das der Leiste, sehr schmal und gleicht dem hohen, eigentümlich gestalteten Epithel, das sich bei Arca barbata (Fig. 2) in beschränkter Ausdehnung auf der Außenseite der Mittelfalte findet. Einen ganz eigenartigen Anblick gewähren auf dem Längsschnitte jene Stellen, die bei Betrachtung mit bloßem Auge als strichförmige Pigmentierungen erscheinen. Sie bilden nämlich gesonderte, verschieden breite Zotten, die aus dicht aneinander stehenden, dunkel pigmentierten, hohen,

cylindrischen oder keulenförmigen Zellen zusammengesetzt sind (Fig. 8 *pi*). So machen sie fast den Eindruck von Augen; doch dürfen sie als solche nicht angesprochen werden, denn ihnen fehlt der hinzutretende Nerv und jene charakteristische Zusammensetzung des Sehorgans, die noch besprochen werden soll (cfr. Fig. 8 *pi* mit Fig. 9 *a*).

An der ganzen Außenseite der Außenfalte und des Randes fehlt den Epithelzellen die Wimperung (Fig. 8), dagegen liegt auf dem freien Saume jener hohen Zellen, welche proximalwärts der pilzhutförmigen Falte vorkommen, in reichlicher Menge ein Körnchenbrei, den wir seit EISIG (13) gewohnt sind, auf zerstörte Sinnesborsten zurückzuführen.

Was nun die Verteilung und die Natur der Drüsen anlangt, welche sich in der Außenfalte und an der Außenfläche des Randes finden, so ist darüber folgendes zu notieren. In der Außenfalte bis zur pilzhutförmigen sind nur wenige Drüsen vorhanden (Fig. 8 *dr*); in der letzteren und im eigentlichen Rande sind sie massenhaft, unter dem sehr hohen Epithel kommen sie nur ganz spärlich vor. Sie haben in der Außenfalte, und nur in dieser, nach Färbung mit Bismarckbraun eine hellbraune, in Eosin-Hämatoxylin eine rubinrote Farbe angenommen. In den übrigen Partieen der Außenfläche zeigen sie Mucinreaktion, d. h. sie färben sich in basischen Anilinstoffen und in Hämatoxylin intensiv. Sie haben eine flaschenförmige Gestalt, ihre Ausführungsgänge münden in interepithelialen Lücken.

Das Epithel der Außenfläche des Randes besteht, im Gegensatze zu dem von der gleichen Gegend von Arca, aus niedrigen, flachen und wimperlosen Zellen.

In der vorstehenden Schilderung habe ich auf Grund der differenten tinktorialen Eigenschaften der im Mantelrande der Arcaceen vorkommenden Drüsen eine verschiedene physiologische Wertigkeit derselben behaupten zu können geglaubt. Zum Beweise der Richtigkeit meiner Behauptung will ich hier in aller Kürze auf ähnliche Erscheinungen hinweisen, wie man sie an einigen Drüsen von Vertebraten findet, wenn man die von solchen Organen angefertigten Schnitte mit den oben angegebenen Farbstoffen behandelt. Nach den Untersuchungen von HEIDENHAIN unterscheidet man bekanntlich bei Säugern Eiweiß- und Schleimdrüsen. Als Paradigma einer Drüse der ersteren Art diene die Parotis, als einer der letzteren die Submaxillaris. Schnitte durch die Sub-

maxillaris nun, gleichgiltig ob man das Organ in absolutem Alkohol, in Sublimat oder in Pikrinsalpetersäure fixiert hat, zeigen nach Behandlung mit Bismarckbraun eine ungemein intensive Bräunung der einzelnen Zellen, nach Färbung in Eosin-Hämatoxylin ein Vorwiegen des blauen Farbstoffes: also exquisite Mucinreaktion. Schnitte durch die Parotis dagegen zeigen nach Anwendung der gleichen Fixierungs- und Färbemittel eine hellbraune bezw. eosinrote Tinktion der Zellsubstanzen. Hier also offenbaren sich im mikroskopischen Bilde ähnliche Differenzen, wie sie sich bei den Drüsen in den verschiedenen Regionen des Mantelrandes der Arcaceen darbieten: es liegt mithin die Berechtigung vor, die bei den uns beschäftigenden Tieren sich findenden tinktorialen Verschiedenheiten der Drüsen zu analogisieren mit denen, die von Säugern bekannt sind, und demnach die sich in Bismarckbraun dunkel färbenden als Schleim-, Mucin bereitende, die sich hellgelb färbenden als Organe zu betrachten, welche ein Eiweiß ähnliches, vom Mucin durchaus verschiedenes Sekret liefern. Ich sage mit Absicht Eiweiß-„ähnliches“ Sekret, denn die Sekretmassen bei Arca diluvii und Pectunculus glycimeris unterscheiden sich von den Zellen einer Parotis dadurch, daß letztere sich hellbraun, erstere sich hellgelb mit leichtem Stich ins Bräunliche färben. Über die Natur des Sekretes der genannten Muscheln erhält man einen genaueren Aufschluß, wenn man etwas tiefer im Vertebratenstamm steigt. In der Haut der urodelen Amphibien nämlich, besonders bei Salamandra, kommen, wie hauptsächlich durch LEYDIG's Arbeiten bekannt ist, zwei Drüsenformen vor, die genau dieselben Farbenunterschiede im Schnittbilde erkennen lassen, wie dies für die Innen- und Außenfläche von Arca Noae (Fig. 4 und 5), Arca diluvii (Fig. 6) und Pectunculus glycimeris der Fall ist, und die ferner histiologisch frappante, hier aber nicht näher zu erörternde Differenzen zeigen. Die eine Drüsenform ist die mucinbereitende; ihre Zellen färben sich, wie nach allem Vorhergehenden selbstverständlich, in basischen Anilinfarben und in Hämatoxylin intensiv. Die andere Drüsenform nimmt in basischen Anilinen eine blasse, in Eosin-Hämatoxylin eine tiefrote Färbung an. Diese letztere Drüsenform ist diejenige, welche jenes Sekret liefert, das bei Salamandra maculosa, wenn man das Tier quetscht oder sonstwie reizt, in Gestalt milchweißer Tropfen über die Haut tritt, eine giftige Wirkung entfalten soll und sehr klebrig ist. Die elektiven Eigenschaften der Zellen dieser Drüsen sind genau die gleichen, wie die der Sekretmassen von

Arca diluvii und Pectunculus glycimeris bez. der an der Innenfläche des Mantelrandes der übrigen Arcaceen vorhandenen einzelligen Drüsen. Und aus dieser vollkommenen Übereinstimmung im histiologischen und mikrochemischen Verhalten kann man, glaube ich, auch auf eine Übereinstimmung hinsichtlich der Natur des Sekretes folgern. Demgemäß wären die sich dunkel färbenden Drüsen, wie ich sie oben bezeichnet, Mucin bereitende Organe, während die sich hell färbenden Drüsen und die amorphen Sekretmassen fundamental von jenen verschieden wären, gewissermaßen einen Giftapparat repräsentierten. (Die Farbenreaktion dieser letzteren Gebilde, das sei hier nebenbei bemerkt, stimmt übrigens vollständig mit derjenigen überein, die wir an den Becherzellen im Mantelrande von Ostrea und in den Drüsenzellen der sekretorischen Fäden von Lima (cfr. I. Teil) kennen gelernt haben.)

Und wenn wir nunmehr fragen, welchen Wert diese physiologisch und chemisch verschiedenen Sekretionsprodukte für die Ökonomie des Tieres besitzen, so kann meines Bedünkens die Antwort nur dahin gegeben werden, daß die an der Innenfläche des Mantelrandes von Arca barbata, Noae und tetragona sich findenden Drüsen sowohl, wie die amorphen Massen bei Arca diluvii und Pectunculus glycimeris derselben Gegend in ihrer Gesamtheit zufolge der chemisch eigenartigen Natur des Sekretes ein Verteidigungsorgan des betreffenden Tieres darstellen.

Ganz besonders deutlich, glaube ich, tritt diese Funktion bei Arca diluvii hervor. Diese Muschel ist blind, denn sie entbehrt der Augen vollständig; sie hat also gar keine andere Kontrolle dafür, ob sich in dem ihren Branchialraum durchströmenden Wasser, sei es organische, sei es anorganische, ihr Schaden bringende Körper befinden, als das Gefühl. Wird ihr durch dieses die Anwesenheit eines solchen schädlichen Objektes offenbart, dann antwortet sie darauf durch eine Entleerung von Sekret, welches durch seine giftige Eigenschaft dazu angethan ist, einen lebenden Feind zu vernichten, und durch seine Massenhaftigkeit die Gewähr leistet, daß andere unangenehm empfundene Objekte vollständig eingehüllt und durch die Bewegung des durchströmenden Wassers schnell beseitigt werden. Die übrigen untersuchten Repräsentanten der Unterfamilie der Arcinae [1]) haben in solcher Massenhaftigkeit das Verteidigungssekret nicht; sie sind aber auch durch die Exi-

1) Ich folge hier, wie allenthalben in der Arbeit, dem Systeme das sich in dem Handbuche von CARUS-GERSTÄCKER findet.

stenz der Augen in weit höherem Grade geschützt als Arca diluvii. In viel geringerem Maße und weit seltener ist daher eine Arca Noae Insulten, wie sie oben als möglich erwähnt wurden, ausgesetzt, die Notwendigkeit, in einem giftig wirkenden Sekrete ein Verteidigungsorgan besonderer Art zu besitzen, ist daher weit weniger ausgesprochen. Und so finden sich auch diejenigen Drüsen, deren Produkt gleich dem der amorphen Massen beschaffen ist, nur in sehr spärlicher Zahl an der Innenfläche des Randes.

Eine anscheinend paradoxe Stellung nimmt Pectunculus glycimeris ein. Diese Art hat Augen und trotzdem ist sie noch imstande, sich durch Entleerung der reichlich vorhandenen Sekretmassen in gleicher Weise zu schützen, wie Arca diluvii. Vielleicht ist das Wahrnehmungsvermögen der Sehorgane von Pectunculus ein nicht so hoch ausgebildetes, wie z. B. bei Arca Noae, trotz der äußerlichen, d. h. histiologischen Übereinstimmung genannter Organe bei beiden Arten. Wie das aber auch sein mag, das gleichzeitige Vorkommen von Augen und giftig wirkenden Sekretmassen bei Pectunculus ist, wie ich glaube, nicht geeignet, die bezüglich der Bedeutung der Sekrete an der Innenfläche des Mantelrandes aufgestellte Hypothese zu erschüttern. Und das um so weniger, als die hier entwickelten Gedanken durch die Histiologie des Mantelrandes der Mytilaceen, wie wir noch sehen werden, eine fernere und bemerkenswerte Stütze erhalten.

Der Wert, den das von den Mucin bereitenden Drüsen gelieferte Sekret für das betreffende Tier hat, läßt sich leicht erkennen. Der auf der Außenfläche des Randes abgesonderte Schleim dient wohl nur dazu, die infolge von Berührungen ausgeführten Kontraktionen des Randes, die als leichte Runzelungen der Oberfläche sich dokumentieren, zu erleichtern, also einen gewissen Grad von Schlüpfrigkeit zwischen dem periphersten Teile des Randes und der Schaleninnenfläche herzustellen.

Ich komme jetzt zur Schilderung der Bindesubstanz im Mantelrande der Arcaceen.

In den Falten des Randes besteht dieselbe aus zahlreichen Fasern, die sich in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen und so ein Maschenwerk von ziemlich dichtem Gefüge bilden. In demselben liegen an den bekannten Stellen die Drüsen; außerdem wird es von Muskelfasern durchsetzt, die teils zu Bündeln gruppiert sind, teils zerstreut verlaufen. Die Fibrillen enthalten zahlreiche Kerne, deren Durchmesser 5 μ nicht übersteigt, deren Ge-

stalt teils eine spindelförmige, teils eine rundliche ist. Besonders geartete Zellen (FLEMMING'sche Zellen) kommen im Bindegewebe der Falten nicht vor. Weiter abwärts, d. h. im eigentlichen Mantelrande treten in den Maschen des Bindegewebes, welche hier viel weiter sind als in den Falten, bald einzeln, bald zu mehreren gruppiert, immer aber zerstreut Zellen auf von meist rundlicher, zuweilen aber auch ovaler Gestalt, deren Größendurchmesser zwischen 7,2 — 15,3 μ schwankt. Sie enthalten kreisrunde, 3,6 μ messende Kerne, die eine zarte Körnelung erkennen lassen und bald central, bald excentrisch gelegen sind. Das Plasma dieser Zellen besitzt eine außerordentlich zarte Netzstruktur. Beim Übergange vom Rande zum Mantel werden diese in den Maschen der Bindesubstanz liegenden Zellen zahlreicher und vor allen Dingen auch dadurch ausgezeichnet, daß bei Arca barbata die meisten, bei Arca Noae und tetragona eine geringere Zahl von ihnen Pigment führen. Sie enthalten das in Form von Körnern erscheinende Pigment nicht alle in gleichem Maße, sondern es finden sich die verschiedensten Zustände von der Einlagerung einiger weniger Körner in den Plasmaleib bis zur dichtesten Erfüllung desselben mit dem schwarzbraunen Pigment und dadurch bewirkter vollständiger Verdeckung des Zellkernes. Die Intensität der Pigmentierung hängt keineswegs mit der Größe der betreffenden Zellen zusammen; es kommen vielmehr kleine Zellen vor, die sehr intensiv pigmentiert sind, und große, die nur wenig Pigment enthalten; und umgekehrt. Ferner trifft man die intensiv pigmentierten, wie die weniger pigmenthaltigen Zellen in allen Teilen des Dickendurchmessers des Mantels von der Innen- zur Außenfläche. Beide vorhin erwähnten Extreme der Pigmentierung kommen unmittelbar bei- und nebeneinander vor und ebenso die intermediären Stadien. Die Zellen liegen teils einzeln, teils zu zweien, manchmal dicht aneinander gereiht in den Bindesubstanzmaschen.

Die Bindesubstanz von Arca diluvii gleicht der der übrigen Arcinae vollständig, nur daß die in den Maschen sich findenden Zellen (FLEMMING'sche Zellen) deutlich erst proximalwärts der gerunzelten Leiste und dann sehr spärlich zu treffen sind und des Pigmentes entbehren. Das Gleiche, nämlich spärliches Vorkommen und Pigmentlosigkeit, ist bei Arca lactea und Nucula nucleus zu konstatieren; bei Pectunculus glycimeris sind die Maschen des Bindegewebes größer, dieses selber erscheint mehr homogen, mehr dem Schleimgewebe der Vertebraten gleichend, die Fibrillen sind mehr membranartig. Bezüglich der FLEMMING'schen Zellen finden

sich hier die Verhältnisse so, wie sie bei Arca diluvii zu beobachten sind.

Die Muskulatur erscheint unter dem Bilde längs- und quergetroffener Fasern. Die Längsfasern verlaufen teils von Epithel zu Epithel, also von innnen nach außen, teils ziehen sie proximal-distalwärts, d. h. vom Mantel nach den Randfalten zu. Die ersteren sind nicht zahlreich; ihre zarten und schmalen Stränge, von Bindegewebsfasern sich durch ihren gestreckteren Verlauf unterscheidend, durchsetzen die Maschen der Bindesubstanz. Die letzteren Muskeln, die eigentlichen Längsmuskeln, kann man in zwei Hauptgruppen trennen, in subepitheliale und in centrale. Die subepitheliale Gruppe liegt dicht unter dem Epithel und ist an der Innenfläche etwa 25 μ stark; doch wechselt dieses Maß in den verschiedenen Regionen des Randes innerhalb weiter Grenzen. Die der äußeren Epithelschicht anliegende Gruppe der subepithelialen Muskeln ist bedeutend stärker, sie nimmt namentlich gegen den Mantel hin an Mächtigkeit ganz gewaltig zu und ist hier von der centralen Gruppe, von der sie sich abspaltet, nicht mehr zu unterscheiden. Die centrale Gruppe, d. h. die nicht dicht unter dem Epithel dahinziehende, ist im Mantel und im Übergangsteile zum Rande so mächtig entwickelt, daß sie die ganze Außenhälfte des Längsschnittes für sich in Anspruch nimmt. Im eigentlichen Rande und in den Falten zerfasert sie sich bedeutend und sendet einzelne Bündelchen quer durch den Dickendurchmesser der betreffenden Partie; es sind das die zuerst erwähnten Fasern. Sie erscheinen nur dadurch von der inneren, subepithelialen Grenze gesondert, daß zwischen ihnen und der letzteren quergeschnittene Muskelbündel zu treffen sind. Die Quermuskulatur, d. h. diejenige Gruppe, welche ringförmig den Mantelrand durchzieht — daher, weil stets Längsschnitte angefertigt wurden, quergetroffen im Bilde erscheint, — findet sich als markierte Masse nur an der Innenfläche dicht unter der subepithelialen Längsschicht mit einem Dickendurchmesser von circa 0,2 mm, während in den übrigen Partieen nur verstreut quergeschnittene Muskeln zu treffen sind.

Die Augen der Arcaceen.

Die erste Notiz über das Vorkommen von Sehorganen bei den Arcaceen findet sich bei Will (49). Wie allenthalben, wo Will Augen bei Muscheln beschreibt, giebt er an, auch hier alle diejenigen Bestandteile wiedergefunden zu haben, welche das Auge

der Vertebraten charakterisieren, also Cornea, Linse, Chorioidea, Retina etc. So unvollkommen daher und zugleich phantastisch die Ausführungen dieses Forschers über den Bau der betreffenden Gebilde sind, das hat er doch bereits klar erkannt, daß dieselben zusammengesetzte oder, wie er sie nennt, „aggregierte“ Augen sind, ähnlich denjenigen, welche man in dem Arthropodenstamm trifft.

Eine ein wenig genauere Analyse der uns beschäftigenden Gebilde gab dann CARRIÈRE (6) in seinem Buche über „die Sehorgane der Tiere“ (pag. 98—99). Nach ihm bestehen die Augen von Arca und Pectunculus aus einer geringen Zahl von großen Zellen, die eine langgezogen-kegelförmige Gestalt mit ventralwärts gerichteter Spitze haben. „Daraus, daß sie ohne Zwischenfüllung aneinander gelagert sind, folgt die kugelige Gestalt des Organes. Das Pigment ist in der Peripherie der Zellen abgelagert und umgiebt wie ein Mantel den Zellkörper, die Kerne liegen in der äußeren Hälfte der Zellen.“ Die Sehzellen von Arca sind größer, als bei Pectunculus, das ganze Organ ist höher entwickelt als bei letzterer Art. „Denn jede Zelle besitzt eine Linse, gebildet von ihrem Cuticularsaume, welcher nicht nur nach außen, sondern auch nach innen konvex gewölbt ist.“

PATTEN's (32) vielerwähnte Arbeit „Eyes of Molluscs and Arthropods“ enthält sehr detaillierte Schilderungen über die Histiologie der Augen von Arca und Pectunculus. Gleichzeitig konstatierte der amerikanische Forscher zum ersten Male, daß außer den zusammengesetzten Augen — Fächeraugen nennt sie CARRIÈRE — noch sogenannte invaginierte Augen im Mantelrande der Arcaceen vorkommen, d. h. Organe mit wahrscheinlicher Sehfunktion, welche taschenförmige, bald mehr, bald minder tiefe Einstülpungen der epithelialen Decke darstellen.

Endlich hat in jüngster Zeit CARRIÈRE [1]), veranlaßt durch die Angriffe PATTEN's, eine neue Abhandlung über denselben Gegenstand veröffentlicht, in der er, eingehender als in seinem citierten Buche und seine dort gegebene Darstellung mannigfach berichtigend, die Histiologie der Augen von Arca beschreibt.

Die genauere Besprechung der PATTEN'schen und CARRIÈREschen Anschauungen soll gleichzeitig mit der Darstellung der Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen erfolgen, an die ich jetzt

---

1) CARRIÈRE, Über Molluskenaugen. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 33, Heft 3.

gehe. Und zwar will ich zuerst die zusammengesetzten Augen und dann die sogenannten invaginierten Augen beschreiben.

Über die Verteilung der zusammengesetzten Augen im Mantelrande, wie man dieselbe bei Betrachtung mit bloßem oder mit der Lupe bewaffnetem Auge erkennen kann, ist schon früher, in dem mit „Allgemeines“ überschriebenen Abschnitte, das Nötige gesagt worden. Die Zahl dieser Augen ist sehr groß, PATTEN hat bei einem 8,5 cm langen Individuum von Arca Noae in summa 235 gefunden. Die Augen stehen bei den untersuchten Arten, bei Arca barbata, Noae und tetragona, stets auf der Mittelfalte oder, wenn dieselbe mehrere Komponenten hat, auf der innersten oder mittleren derselben; bei Pectunculus stehen sie auf der Außenfalte, und zwar immer so, daß sie mit ihrer freien Fläche, also derjenigen, welche dem Lichte zugekehrt ist, etwas nach außen, der Schaleninnenfläche zu gerichtet sind (Fig. 9*a*). Gewöhnlich findet man sie auf der Höhe ihrer Falte, manchmal reichen sie ein wenig auf der äußeren Fläche derselben herab (Fig 9); selten sind sie ganz auf der äußeren Fläche vorhanden, während die Spitze der Falte frei ist. Dies letztere Verhältnis habe ich nur bei Arca Noae getroffen, bei den übrigen Arten nie. Zwischen der Augen tragenden Falte und der Innenfalte des Randes, die, wie schon bemerkt, bei Arca barbata manchmal eine Zusammensetzung aus zwei sekundären Falten zeigt, befindet sich die Bildungsstätte der Epicuticula; demgemäß sind die Augen von der letzteren überdeckt (Fig. 9). Ich habe schon weiter oben angeführt, welches Kriterium man hat, um auf dem Schnitte innen und außen zu erkennen. Mit der Konstatierung dieser Thatsache, an deren Richtigkeit meines Bedünkens kein Zweifel sein kann, habe ich mich aber in scharfe Opposition sowohl zu PATTEN wie zu CARRIÈRE gebracht. Letztgenannter Autor schreibt in seinem Buche über „die Sehorgane der Tiere“ (6) pag. 98: „Sie (scilicet die Augen) sitzen bei Pectunculus auf der Kante der inneren Mantelfalte als kleine, kugelige, dunkelbraune Pigmentflecke in Abständen von ungefähr 0,5 mm, bei Arca Noae stehen auf dem gleichen Körperteile dicht gedrängt kleine, schwarzbraune, halbkugelige Erhebungen“ etc. Diese Angabe ist mir völlig unverständlich, und um so mehr, als man schon mit bloßem Auge am frischen Materiale, noch besser am konservierten das gerade Gegenteil davon wahrnimmt. Namentlich bei Arca barbata ist das von mir geschilderte Verhalten deutlich, denn bei dieser Spezies ist besonders in den hinteren Partieen die Innenfalte außerordentlich hoch und über-

ragt bedeutend die Mittelfalte und die Augen. Für die Beurteilung des Arcaceenauges von physiologischen Gesichtspunkten aus ist aber die Thatsache, daß die Epicuticula über dieselben hinwegzieht, von einiger Bedeutung, wie ich noch zeigen werde.

Auf ihrer Falte stehen die zusammengesetzten Augen meistens allein, selten findet man gleichzeitig zwei vor, von denen dann gewöhnlich das mehr nach außen liegende das kleinere ist.

Ihre Gestalt ist die eines Kegels, dessen Basis, die nach der freien Seite gerichtet ist, konvex gewölbt, während die in der Substanz der Falte steckende Spitze abgestumpft und konkav gegen die Falte eingebuchtet ist (Fig. 9*a*). Macht man Längsschnitte durch den Rand, so erhält man beim Auftreten des Auges dasselbe zunächst quergeschnitten; je weiter man kommt, um so genauer wird die Längsachse getroffen, die letzten Schnitte liefern dann wiederum Querschnitte. Man hat also in einer lückenlosen Serie alle Stadien vom reinen Querschnitt zum reinen Längsschnitt. Zur Eruierung der feineren histiologischen Einzelheiten habe ich neben Anfertigung von Schnittpräparaten Isolationen nach den von PATTEN (32) empfohlenen und nach anderen Methoden gemacht, mußte mich aber bald überzeugen, daß die damit erhaltenen Resultate wenig Wert besitzen. Und zwar deshalb, weil in guten Isolationspräparaten, die nur nach eingreifendster Mazeration zu erhalten sind, sich viele von denjenigen histiologischen Details, die man im Schnitte namentlich an den Sehzellen konstatieren kann, zerstört zeigen und weil man auch nach Isolation die Endigung der Nervenfasern in dem Organ nicht deutlicher zu sehen imstande ist, als an feinen, 5 μ Dicke nicht überschreitenden Schnitten. Dadurch, daß PATTEN hier den Resultaten, die er durch Isolation erhielt, dieselbe oder eine noch größere Wichtigkeit beilegte, als denen, welche ihm das Studium von Schnitten lieferte, ist er in viele Irrtümer verfallen [1]).

Das zusammengesetzte Auge bei Arca barbata, Noae, tetragona und Pectunculus glycimeris hat, wenn es im vollen Längsschnitte getroffen ist, ein Aussehen, das an einen ausgebreiteten

1) Bezüglich der Technik sei hier bemerkt, daß ich vorzugsweise Material verarbeitete, welches in Pikrinsalpetersäure fixiert war. Man erhält bei Anwendung dieses Reagens ganz ausgezeichnete Resultate. Um das sehr säurebeständige Pigment zu entfernen, benutzte ich alkoholische Natronlauge, deren Zusammensetzung sich in meinem „Leitfaden für histiologische Untersuchungen“ findet. Die bleichende Wirkung von Chlordämpfen kann ich nicht als ungefährlich betrachten.

Fächer erinnert (Fig. 9 *a*, 10). CARRIÈRE's (6) Bezeichnung desselben als „Fächerauge" ist daher für den Schnitt, also für das Flächenbild berechtigt, vernachlässigt aber das stereometrische Verhalten des Organes; nach diesem müßte man es vielmehr als Kegelauge bezeichnen. Im Längsschnitte erkennt man, daß das Auge aus zwei histiologisch vollständig verschiedenen Zellformen besteht (Fig. 9 *a*). Die eine, die physiologisch wichtigste, wird repräsentiert durch farblose Gebilde, die Sehzellen CARRIÈRE's (6), welche kegelförmige Gestalt haben (Fig. 9 *a*, 10 *sz*). Ihre Basis ist konvex gewölbt und distalwärts gerichtet, ihre Spitze steht proximalwärts, sie haben auf dem Längsschnitte das Aussehen gleichschenkeliger Dreiecke (Fig. 10 *sz*). Diese Sehzellen besitzen einen großen, fast ihre ganze Breite einnehmenden Kern, der im peripheren Drittel, also der Basis zu liegt und kreisrund oder oval ist, in welch letzterem Falle der größere Durchmesser parallel zur Basis gerichtet ist (Fig. 10 *sz*). Er zeigt zahlreiche Körnungen und ein deutliches Kernkörperchen. Der distal vom Kern liegende Teil erscheint stark lichtbrechend und färbt sich in Karmin und Hämatoxylin ziemlich intensiv. Ich stimme CARRIÈRE (Molluskenaugen) vollkommen zu, für diese Partie der Sehzelle den Namen Cornea oder Cornealinse, dessen er sich in seiner ersten Abhandlung (6) bedient hatte, als ungeeignet abzuweisen, da eine physiologische Berechtigung zu einer solchen Bezeichnung nicht vorliegt. Proximalwärts vom Kern, der von einem hellen, protoplasmatischen Hofe umgeben ist, liegt ein kegelförmiges Gebilde, das die Breite der Sehzelle ausfüllt, sich ungemein intensiv färbt und offenbar sehr vergänglicher Natur ist (Fig. 9 *a*, 10 *k*). Denn man findet zuweilen an seiner Statt einen polygonal begrenzten, in Karmin intensiv gefärbten Körper liegen, der von einem hellen Hofe umgeben ist. CARRIÈRE (Molluskenaugen), der dies Gebilde zuerst beschrieben, hat völlig Recht, wenn er es aus einer festweichen Substanz bestehen läßt, die sich in vielen Punkten ähnlich den Stäbchen in der Retina des Vertebratenauges verhält. Dieser centrale Kegel setzt sich nicht bis in die Spitze der Sehzelle fort, sondern endet etwas distal von derselben. Die vergängliche Natur des Kegels ist es gewesen, welche PATTEN an Mazerationspräparaten verführt hat, in der Sehzelle eine Argentinula anzunehmen. Er sagt nämlich l. c. pag. 553: „The remaining portion" (d. h. der proximal vom Kern gelegene Teil der Sehzellen) „of the cell is occupied by closely packed, transparent and refractive globules, divided into two groups, an outer one

composed of larger globules, and an inner one of smaller ones". Diese durchsichtigen und lichtbrechenden Körperchen sind aber in gut konserviertem Materiale nirgends zu finden, sie sind nur im Mazerationspräparate zu sehen und sind der Rest des durch die Reagentien zerstörten proximalen Teiles der Sehzelle, des centralen Kegels.

In Übereinstimmung mit CARRIÈRE (Molluskenaugen) kann auch ich in den Sehzellen nur ein einheitliches Gebilde mit nur einem Kerne sehen; was die Täuschung, in die PATTEN verfiel, hervorgerufen, als er die Sehzellen aus zwei Teilen bestehend schilderte, von denen der eine einen abortiven Kern besitzen soll, ist mir völlig unverständlich. Denn weder an Schnitt-, noch an Isolationspräparaten ist davon irgend etwas zu erkennen. Und wenn CARRIÈRE (Molluskenaugen) ferner sagt: „ebenso ist es unmöglich, PATTEN's Behauptung, daß die Außenwand aus einer dünnen, strukturlosen Cuticula und einem inneren, dichten Netzwerk feinster Nervenfasern bestehe, für Ernst zu nehmen", so muß ich mich auch diesem Urteile anschließen. Es ist mir ganz unmöglich, zu verstehen, worauf PATTEN seine phantastische Schilderung basiert.

Die Sehzellen sind umgeben von Pigmentzellen. Diese haben nicht dieselbe Länge wie jene; sie reichen nämlich nicht bis in die distale, gewölbte Fläche des Kegelauges (Fig. 9 *a*, 10 *pz*), sondern enden proximalwärts derselben, so daß sie von einer hellen, farblosen und ziemlich breiten Cuticula bedeckt erscheinen (Fig. 9). Sie besitzen ein tief dunkelbraunes, sehr säurebeständiges Pigment, welches sie in Form kleiner Körnchen so vollständig erfüllt, daß der Kern nicht zu erkennen ist. Die einander benachbarten Pigmentzellen scheinen mit ihren distalen Enden sich zu berühren, lassen aber zwischen sich einen feinen Spalt, der viel heller pigmentiert ist und bis zur proximalen Grenze des Organes reicht (Fig. 9 *a*). Diejenigen, welche im Längsschnitte zu beiden Seiten der Sehzellen liegen, berühren sich anscheinend mit ihren proximalen Enden und verhüllen daher die Spitze der Sehzelle (Fig. 9 *a*). Infolge dieser Anordnung erweckt das mikroskopische Bild den Anschein, als ob man ein kontinuierliches, vielfach gefaltetes Pigmentband vor sich hat, in dessen Falten die Sehzellen stecken (Fig. 9). Auf Querschnitten sieht man reguläre Sechsecke von dunkelbrauner Farbe (Fig. 11), die ein helles Centrum besitzen, in welchem entweder ein kreisrunder, stark granulierter Kern, umgeben von einem plasmatischen Hofe, gelegen ist,

oder ein homogener Körper sich findet. Das helle Centrum ist die Sehzelle, das reguläre Sechseck wird von den Pigmentzellen gebildet. Nicht immer ist übrigens diese Gruppierung der letzteren deutlich (Fig. 11); häufig gehen die Konturen der benachbarten Pigmentzellen ineinander über, und man sieht dann die Sehzellen als helle Kreise in einer homogenen Pigmentmasse. Sonderbarerweise zeichnet PATTEN in Fig. 44, Taf. 30 l. c., ein zusammengesetztes Auge von Arca Noae im Aufblicke so, daß die Sehzellen dunkel, die Pigmentsechsecke hell erscheinen. Bisweilen sieht man in dem kreisrunden Raume, welchen auf dem Querschnitt die Sehzelle einnimmt, zwei kernähnliche Gebilde liegen. Von diesen ist das eine der wirkliche Kern, kenntlich an seiner Granulierung und dem Kernkörperchen, das andere ist der proximal vom Kern gelegene Centralkegel der Sehzelle; er ist durchaus homogen und hat sich stets intensiver als der Kern gefärbt.

Am entfärbten Präparate im Längsschnitte (Fig. 10) erkennt man, daß jede Sehzelle zu beiden Seiten von einer schmalen, fast gleichmäßig cylindrischen Zelle begrenzt wird, deren ovaler Kern im proximalen Teile gelegen ist (Fig. 10 *pz*). Zwischen je zweien dieser entfärbten Pigmentzellen findet sich eine ganz schmale Zelle, die einen fast stäbchenförmigen Kern besitzt, welcher etwa in gleicher Höhe mit dem der Sehzelle liegt (Fig. 10 *fz*). Diese Zellen dokumentieren sich am nicht entfärbten Präparate als der bereits erwähnte heller pigmentierte Spalt zwischen den benachbarten Pigmentzellen (Fig. 9 *a*). Es würden somit die Sehzellen mit den sie umgebenden sechs Pigmentzellen einem Ommatidium entsprechen, doch muß man dabei berücksichtigen, „daß es sich hier nicht", um CARRIÈRE's Worte zu gebrauchen (Molluskenaugen, pag. 384), „wie im Insektenauge um eine Gruppe von Sehzellen, sondern nur um eine einzige mit ihrem Pigmentmantel handelt, also um ein Ommatidium einfachster Form". Die schmalen Zellen würden dann als Füllzellen zu betrachten sein.

Über die Innervation des Auges giebt die Untersuchung von Zupfpräparaten und Längsschnitten, wenn man letztere von vergoldetem Materiale gemacht hat, identische Resultate, d. h. man erkennt in beiden Fällen, daß eine feine, variköse Nervenendfaser an die Spitze der Sehzelle herantritt, mit dieser verschmilzt und nun nicht weiter zu verfolgen ist. Die überaus komplizierten Verhältnisse, wie sie PATTEN in seiner Figur 59 l. c. abbildet, *kommen nicht* vor. Folgende etwas genauere Beschreibung stützt

sich auf Längsschnitte, die von einem nach der FLEMMING'schen Methode vergoldeten Mantelrande von Arca barbata angefertigt wurden. (Es sei hier nebenbei bemerkt, daß Gold den Centralkegel der Sehzelle vernichtet.) In direkter Linie vom äußeren Rande des Auges, circa 170 μ entfernt, findet sich ein linsenförmiger Gefäßquerschnitt, der, konstant vorkommend, vom Epithelbelage der äußeren Seite am ausgewachsenen Exemplare etwa 60 μ nach innen zu liegt. An der äußeren Wand dieses Gefäßes, derselben ziemlich dicht anliegend, verläuft der Nerv, der longitudinal getroffen ist. Seine Fasern strahlen in das Auge ein; sind außerordentlich dünn und zart und erscheinen bei stärkster Vergrößerung (Zeiss: Apochromat, homogene Immersion, Ocular 8) als schwarze oder tiefblaurote Fäden, an denen man einige Varikositäten von punktförmiger Größe entdeckt. Daß es sich hier um feinste Nervenfäden handelt, ist deutlich daraus, daß man dieselben ganz gut bis zum Stamm verfolgen kann. Sie treten an die proximale Spitze der Sehzelle da, wo die umhüllenden Pigmentzellen aneinander stoßen. In das Innere der Sehzelle hinein kann man den Nerven weder am Schnitt-, noch am Zupfpräparate verfolgen, wie dies vorhin schon erwähnt wurde. Auch an Querschnitten durch das Auge, die proximalwärts vom Kern der Sehzelle gelegt sind (Fig. 12), ist nichts zu sehen, was auf einen centralen Verlauf der Nervenendfasern hindeutete. Ebensowenig kann man radiär von der Sehzelle ausgehende Fäden erkennen, die sich mit dem Nerven vereinigen.

Die Darstellung, die ich in den vorstehenden Zeilen gegeben, läßt die Verhältnisse der Pigmentzellen zur Sehzelle etwas anders erscheinen, als wie sie durch PATTEN (32), der die zellige Natur der pigmenthaltigen Gebilde zuerst erkannte, und durch CARRIÈRE (Molluskenaugen) beschrieben wurden. Der letztere Autor giebt an, daß die Sehzelle von zwei, drei oder vier Pigmentzellen eng umgeben ist und so eine Pigmentscheide besitzt. Es ist das die „inner retinula“ von PATTEN. Diese „Zellen sind an der Basis dick und verflachen sich ganz allmählich, dann in der Höhe des äußeren Kegelendes plötzlich und umgeben so das periphere Ende der Sehzelle als eine zwar dünne, aber keineswegs pigmentlose Hülle“ (pag. 384). Eine zweite Art Pigmentzellen, ebenfalls von PATTEN entdeckt, die CARRIÈRE Stützzellen nennt, unterscheidet sich von der ersten Art durch die mehr „bandförmige Gestalt und die dadurch bedingte hellere Färbung. Ihre Kerne sind dicker als die der Pigmentscheide und liegen im äußersten, dicksten Ende

der Zellen. Diese Stützzellen bilden ein Gerüst von nebeneinander stehenden Tüten, in dessen Fächern die Ommatidien sozusagen stecken" (pag. 385). Ich kann diese Darstellung nicht acceptieren. Nach meinen Präparaten zu schließen, sind die Stützzellen CARRIÈRE's, die ich Füllzellen nenne (Fig. 10 *fz*) ganz schmale Gebilde, während die Zellen der Pigmentscheide (Fig. 10*pz*) relativ breit sind und cylindrische Gestalt haben. CARRIÈRE's Figur 3, welche einen Längsschnitt durch ein Auge von Arca Noae reproduziert, zeigt hinsichtlich der Pigmentzellen ganz eigentümliche Verhältnisse, wie ich sie an meinen von gut fixiertem Materiale angefertigten Präparaten nie erhalten habe. Insbesondere habe ich niemals derartige Differenzen in der Nüance des Pigmentes wahrgenommen, wie sie dort abgebildet sind. Ich weiß keine Möglichkeit, die sich so herausstellende Abweichung in den beiderseitigen Untersuchungsergebnissen zu heben. Bis auf weiteres muß ich also an der Richtigkeit der CARRIÈRE'schen Befunde zweifeln. Damit wird aber desselben Autors Vergleich auch hinfällig, daß die Ommatidien in den durch die Füllzellen gebildeten Tüten stäcken. Die Sehzellen stecken in Tüten, welche durch die eigentlichen Pigmentzellen gebildet werden, und jede solche Tüte ist ein Ommatidium; die Füllzellen haben damit nichts zu thun.

Wenn CARRIÈRE an einer anderen Stelle seiner neuen Arbeit angiebt, daß das innere Ende der Sehzelle in Fasern übergeht, die sich mit Nervenfasern verbinden, und wenn er in Figur 7 *f* l. c. diese Fasern radiär von der Zelle abgehend zeichnet, so muß ich bekennen, daß ich davon nicht das Geringste, auch nicht bei stärkster Vergrößerung (Fig. 12) gesehen habe. Nach meinen Beobachtungen geht, wie erwähnt, eine feine Endfaser zur Spitze der Sehzelle, mit der sie verschmilzt, ohne irgend welche Äste abzugeben und ohne irgendwie innerhalb der Sehzelle sichtbar zu sein.

Bezüglich der Größenverhältnisse, in welchen die einzelnen Teile des zusammengesetzten Auges der Arcaceen zu einander stehen, seien noch folgende Maße angeführt. An einem Auge von Arca Noae, das an seiner distalen Fläche 86 μ, an seiner proximalen 27 μ Breite besaß, hatten die Sehzellen eine Länge von 23 μ, der Kern derselben maß 5,4 μ und lag 3,6 μ von der freien, konvex gewölbten Fläche, deren Breite 10 μ betrug, entfernt. An einem Auge von Arca barbata, dessen größte Breite 120 μ betrug, war die Länge der Sehzellen 20 μ, die der Pigmentzellen 15 μ, der Kern der ersteren hatte einen Durchmesser

von 7,5 μ und war ebenso viel von der gewölbten Fläche entfernt, deren Ausdehnung 12,5 μ maß. Die kleinsten Augen bei den vier untersuchten Arten hat Pectunculus glycimeris, die größten Arca barbata, dann folgen Arca Noae und tetragona. Hinsichtlich des Baues stimmen aber alle vier Spezies überein.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung der sogenannten invaginierten Augen, die PATTEN (32) gefunden. Zunächst will ich die Resultate meiner eigenen Untersuchungen geben und dann mich mit CARRIÈRE (Molluskenaugen) auseinandersetzen. Auf die PATTEN'sche Beschreibung näher einzugehen, glaube ich nach der eingehenden und begründeten Kritik, welche sie durch CARRIÈRE erfahren, überhoben zu sein.

Die Gebilde, um die es sich hier handelt, kommen im eigentlichen Mantelrande von Arca Noae und tetragona vor, fehlen aber in dem Abschnitte der größten Pigmententwickelung, den ich früher mit Mantelzacke bezeichnet habe. Bei Arca barbata finden sie sich allenthalben, bei Pectunculus glycimeris fehlen sie vollständig in der ganzen Ausdehnung des Mandelrandes. Während, wie schon erwähnt, die Kegelaugen auf der sie tragenden Falte meist auf der inneren, und nur ausnahmsweise auf der äußeren Seite sich finden, stehen die sogenannten invaginierten Augen sowohl auf der Innen-, wie auf der Außenseite und auf der Höhe ihrer Falte. Sie sind außerordentlich zahlreich, viel zahlreicher als die Kegelaugen. Die Falte, welche diese Gebilde trägt, ist stets diejenige, auf der die Kegelaugen stehen. Mit letzteren kommen, namentlich bei Arca barbata, die invaginierten häufig zugleich vor und finden sich dann neben jenen. Fehlen die Kegelaugen, dann trifft man die Invaginationen einzeln, oder zu zweien, oder zu mehreren in regellosem Wechsel. Die Epithelien in der Umgebung dieser Gebilde sind gewöhnliche wimperntragende oder wimperlose pigmenthaltige Zellen (Fig. 13 und 14); besondere, durch eigenartige Pigmentierung charakterisierte Zonen um sie herum kommen nicht vor.

Man kann unter ihnen tiefe und flache Invaginationen unterscheiden. Die tiefen Invaginationen sind dadurch charakterisiert, daß ihre Basis in die Substanz der Falte hineinreicht (Fig. 13 und 14), also tiefer steht als die Basen der benachbarten Epithelzellen. Die flachen dagegen stellen nur seichte Einbuchtungen der Epitheldecke dar. Zwischen beiden Formen, die hinsichtlich ihrer histiologischen Eigentümlichkeiten miteinander völlig übereinstimmen, kommen zahlreiche Übergangsstufen vor.

Die Invaginationen bestehen aus Zellen von ziemlich regelmäßig cylindrischer Gestalt, die bei den tiefen um ein Vielfaches den Längsdurchmesser der gewöhnlichen Epithelzellen übertreffen (Fig. 14 *iv*). Sie besitzen einen kleinen, stets kreisrunden Kern, welcher basal gelegen ist, und sind gegen die Bindesubstanz scharf abgesetzt (Fig. 13 und 14). Sie enthalten Pigment, das in Gestalt dunkelbrauner, manchmal, namentlich bei Arca barbata, fast schwarzer Körner die peripheren zwei Drittel der Zellen so dicht erfüllt, daß die gegenseitigen Grenzen nicht mehr zu erkennen sind und daß man am nichtentfärbten Präparate nicht entscheiden kann, ob zwischen den pigmenthaltigen auch nicht pigmentierte Zellen vorkommen (Fig. 13). Das basale kernhaltige Drittel ist ausnahmslos pigmentfrei. Am entfärbten Präparate (Fig. 14) sieht man, daß die ein sogenanntes invaginiertes Auge zusammensetzenden Zellen durchaus gleichartiger Natur sind, d. h. daß zwischen ihnen anders geartete Gebilde nicht vorkommen.

Der taschenförmige Hohlraum, welcher durch die Invagination gebildet wird (Fig. 13 und 14 *iv*) ist mit einer Masse ausgefüllt, die, acceptiert man die Deutung der fraglichen Gebilde als Augen, als Linse zu betrachten ist. Diese Masse färbt sich in Boraxkarmin schwach rosa, ist völlig strukturlos und zeigt in den verschiedenen Invaginationen ein verschiedenes Verhalten. In den einen erfüllt sie den taschenförmigen Hohlraum vollständig und liegt somit den freien Flächen der Epithelzellen dicht an; in anderen stellt sie sich unter dem Bilde eines ellipsoidischen Körpers dar, der von den Wandungen sich vollständig retrahiert hat und lose in der Einstülpung steckt (Fig. 13 *iv*). Zwischen diesen beiden Extremen findet man Übergangsstufen aller Art. Es rührt dies offenbar daher, daß diese Füllmasse (Emplem könnte man sie mit Grenacher nennen) unter der ungleichen Einwirkung der fixierenden und erhärtenden Reagentien sich ungleich von ihrer Unterlage zurückgezogen hat. Am häufigsten trifft man sie so, daß sie mit kurzen und breiten oder langen und schmalen Fortsätzen an den freien Flächen der Epithelzellen haftet, während sie in den Interstitien zwischen diesen Fortsätzen sich retrahiert hat (Fig. 14 *iv*).

Eine Art Cornea oder Pellucida findet sich bei den sogenannten invaginierten Augen nicht, ebensowenig wie ein Nerv zu ihnen tritt.

Es mögen hier noch einige Maßangaben folgen, durch welche die Größenverhältnisse der einzelnen Bestandteile der Invagina-

tionen illustriert werden sollen. In einem Falle war die Gesamtlänge der Invagination 48 μ, die Gesamtbreite 18 μ, die Weite, d. h. der Raum, welchen die Füllmasse einnimmt, 8 μ, die Tiefe 28 μ, so daß, wenn das letztere Maß von der Gesamtlänge abgezogen wird, 20 μ auf die Länge der Epithelzellen der Invagination kommt. Eine andere Invagination maß in der Länge 68 μ, die Breite war 36 μ, die Weite 16 μ die Tiefe 28 μ, also die Länge der Epithelzellen 40 μ. In einem dritten Falle maß ich für die Gesamtlänge 28 μ, für die Breite $22^1/_2$ μ, für die Weite 12 μ, die Tiefe 14 μ, somit waren die Epithelzellen 14 μ hoch. Ich könnte noch eine größere Zahl von Messungen anführen; die obigen, von einem und demselben Individuum gewonnenen Daten genügen aber, um darzuthun, daß hier ungemein wechselvolle Verhältnisse vorliegen, so wechselvoll, wie man sie bei einem gut ausgebildeten und funktionierenden Sinnesorgane beim selben Individuum nicht trifft. Ich erinnere an die Augen der Pectiniden; so verschieden in ihren Äußerlichkeiten diese Organe bei den einzelnen Spezies sich zeigen, bei einem und demselben Individuum finden die Größenschwankungen nur innerhalb sehr enger Grenzen statt.

Wenn ich nun auf die Carrière'sche Darstellung (Über Molluskenaugen l. c. pag. 386—389) näher eingehe, so will ich zunächst hervorheben, daß ich ihm völlig zustimme, wenn er die von Patten aufgestellte besondere Unterform der invaginierten Augen, die „pseudolenticulate Eyes" nicht anerkennt, sondern sie als hervorgebracht durch verschiedenartige Kontraktionszustände oder, wie ich sagen möchte, durch ungleiche Schrumpfungen betrachtet. Auch seine Auffassung, daß die Füllmasse ein Absonderungsprodukt der Epithelien darstellt, kann ich acceptieren.

Damit dürfte aber auch unsere Übereinstimmung ihr Ende haben.

Wenn Carrière meint, daß man in ganz medianen Schnitten die Füllmasse nie den Zellen dicht aufliegen sieht, so ist das entschieden nicht richtig. So wie er die Masse in seinen Figuren 9 und 10 zeichnet, ist sie sehr stark und ungleichmäßig geschrumpft. An gut erhaltenem Präparate füllt die Masse, wie ich dies oben ausgeführt, die Invagination vollständig aus, an weniger guten zeigt sie verschiedenartige Grade der Schrumpfung. Auf den nicht gerade trefflichen Erhaltungszustand des Materiales, von dem die abgebildeten Schnitte Carrière's stammen, weisen übrigens auch die Kerne der Zellen der Invagination hin. Einen solchen Wirr-

warr in der Gruppierung derselben, wie ihn namentlich seine Figur 10 zeigt, trifft man in gut fixierten und vorsichtig erhärteten Objekten und vor allem an hinreichend dünnen, 5 μ-Schnitten nie an.

Die Figur 11, welche CARRIÈRE giebt, zeigt im Gegensatze zu 9 und 10 eine starke Quellung der Füllmasse und der Zellen, denn Zwischenräume, und noch dazu so weite, wie sie CARRIÈRE in der rechten Hälfte seiner Figur darstellt, kommen in Wirklichkeit nicht vor, vielmehr liegt Zelle eng an Zelle.

Daß CARRIÈRE auch im basalen Drittel der Zellen der Invagination Pigment findet, während ich dasselbe stets frei davon gesehen, ist eine nebensächliche Differenz, da vielleicht bei den verschiedenen Individuen hier variable Verhältnisse vorliegen. Wichtiger dagegen ist die Abweichung, daß CARRIÈRE, in Übereinstimmung mit PATTEN, zwischen den pigmenthaltigen farblose, kolbenförmige Zellen trifft, die er offenbar als eine Art Drüsenzellen betrachtet, während ich die Existenz dieser farblosen Zellen leugne. Gesehen habe ich sie wohl, aber in Präparaten, die, wie sich bei genauerem Studium erwies, nicht hinreichend gut konserviert, ziemlich beträchtlich gequollen waren, genau so gequollen, wie das Material, von dem der Schnitt der CARRIÈRE'schen Fig. 11 stammt. CARRIÈRE hat ausschließlich an Chromsäure- und Osmiumpräparaten gearbeitet, ich vorzugsweise an Material, das in Pikrinsalpetersäure fixiert war. Während letzteres Reagens vorzüglich die Teile erhält, wirken die Chromsäure, wie die reine Osmiumsäure, so treffliche Fixierungsmittel sie sonst sind, auf die Gewebe des Acephalenkörpers sehr viel weniger gut ein; wie ich glaube, deshalb, weil sie nur schwer eindringen, namentlich in den Mantelrand. Man erhält mit diesen beiden Fixierungsmitteln ganz ungleiche Resultate, bald Schrumpfung, bald Quellung; in durchaus unberechenbarer Weise zeigen sich Veränderungen in den Teilen, die zu Irrtümern Veranlassung geben können und, wie die Darstellung CARRIÈRE's beweisen dürfte, auch thatsächlich gegeben haben.

Die histiologischen Details, wie sie das „invaginate Eye" PATTEN's darbietet, sind ganz einfacher Natur, so wie ich sie geschildert habe; Komplikationen im Bau bieten die Gebilde nicht dar.

Wenn wir uns nunmehr fragen, welchen physiologischen Wert die Gebilde im Mantelrande der Arcaceen haben, die man als zusammengesetzte oder Kegelaugen und als invaginierte Augen be-

zeichnet, so werden wir die Sehfunktion der ersteren zugestehen, die der letzteren bestreiten müssen.

Was die Kegelaugen anlangt, so ähneln sie in ihrem Baue einem zusammengesetzten Auge eines Arthropoden fast völlig; nur zeigt sich hier insofern eine gewisse Vereinfachung, als die Ommatidien nicht aus mehreren Sehzellen, sondern nur aus einer bestehen. Diese Ähnlichkeit im histiologischen Bau läßt aber die Annahme einer ähnlichen Funktion als berechtigt erscheinen. Daß die Arcaceen sehen, d. h. daß sie eine Wahrnehmung von hell und dunkel haben, dafür spricht der von PATTEN (32) angestellte und pag. 546 l. c. näher beschriebene Versuch. Aber über eine primitive Empfindung von hell und dunkel hinaus wird die Leistungsfähigkeit der Sehorgane hier sich nicht erstrecken können. Denn es sind, wie ich das oben auseinandergesetzt habe, die Augen der Arcaceen von der jungen Epicuticula bedeckt. Nicht so zwar, daß diese dicht ihnen aufläge, doch immerhin in der Weise, daß jeder Lichtstrahl erst die Epicuticula passiert haben muß, ehe er auf die distale gewölbte Fläche eines Auges fallen kann. Die zwischen Epicuticula und Schaleninnenfläche sich findenden Mucindrüsen sondern in ziemlich reichlicher Menge ein Sekret ab, das die Augen umspült. Bei der physiologischen Betrachtung kann dieses Sekret unberücksichtigt bleiben, da es auf die Intensität des einfallenden Lichtes keinen oder wenigstens keinen merklichen Einfluß ausüben kann. Man darf das aus analogen Verhältnissen anderer Augen schließen; so muß z. B. im Vertebratenauge das einfallende Licht die Thränenschicht, den Humor aqueus und das Corpus vitreum, also drei mehr oder weniger beträchtliche, wässerige Medien durchwandert haben, ehe es zu der Retina kommen kann. Diese Medien aber alterieren den Gang der Lichtstrahlen und die Intensität derselben in keiner Weise. Dies geschieht nur durch Cornea und Linse, und für diese beiden Gebilde ist im Arcaceenauge kein Analogon vorhanden. Von Wichtigkeit aber ist die Epicuticula. Wenn auch dieselbe durchscheinend ist, so ist sie es doch nicht in dem Maße, wie z. B. die Pellucida des Pectenauges; letztere ist eine zellige Haut, wie unsere Cornea, erstere aber ist ein Umwandlungsprodukt von Zellen, und zwar ein Produkt von hornartiger Beschaffenheit. Durch diesen ihren Charakter wird die Epicuticula wie eine leichte Blende wirken und dem ungehinderten Lichtzutritt ein Hindernis sein müssen. Wäre die Epicuticula ein Gebilde wie die Pellucida im Pectenauge, dann hätte ihre Anwesenheit für den physiologischen Sehakt bei den

Arcaceen nichts zu bedeuten. In diesem Falle besäße sie dieselben Eigenschaften wie eine Pellucida, d. h. sie wäre für das Eintreten des Lichtes in das Sehorgan völlig belanglos. Zwar gehörte sie nicht zu den integrierenden Bestandteilen des Auges, läge von demselben vielmehr mehr oder weniger entfernt. Aber für das physiologische Sehen ist es, worauf mich aufmerksam zu machen Herr Professor MUNK die große Liebenswürdigkeit hatte, gleichgültig, ob im Wasser ein durchsichtiger, mit dem gleichen Brechungsvermögen wie das Wasser versehener Gegenstand vor das Auge gebracht wird oder nicht; das Bild erleidet dadurch gar keine Veränderung.

Indifferent ist die Epicuticula nun nicht, sie schwächt die Lichtintensität ab und somit wird nur ein primitives Sehen im Arcaceenauge möglich sein.

Vielleicht erklärt diese Betrachtung auch den im Verhältnis zum Arthropodenauge etwas reduzierten Zustand des Auges bei den Arcaceen; derselbe wäre dann das Resultat der mangelhaften und unvollkommenen Leistungs*möglichkeit* des Organes.

Mag nun das Sehvermögen, welches diese Augen besitzen, so primitiv sein wie möglich: die außerordentlich große Zahl, in welcher diese Gebilde im Mantelrande vorkommen, wird dadurch nicht im mindesten erklärt.

Für die Pectiniden hatte ich nachgewiesen, daß deren Auge das periphere Gesichtsfeld fehlt, daß mit demselben nur ein centrales Sehen stattfinden kann, daß somit zur deutlichen Wahrnehmung eines Bildes eine größere Zahl von Augen notwendig ist, und ich hatte daraufhin die Hypothese vom linearen musivischen Sehen aufgestellt (cfr. I. Teil). Für die Augen von Arca greift natürlich diese Auffassung nicht Platz, denn mit jedem einzelnen dieser Organe findet ein musivisches Sehen statt, genau in derselben Art und Weise wie bei den Arthropoden. Zur Erklärung der Multiplizität der Augen hier müssen wir uns daher nach anderen Momenten umsehen.

Die Körperoberfläche der Muscheln, welche den Rapport der Tiere mit der Außenwelt vermittelt, ist auf eine kleine Partie des Mantels, den sogenannten Mantelrand, beschränkt, alle anderen Teile des Körpers liegen in einem starren Gehäuse, den beiden Schalen, aus welchen nur noch der Fuß in mehr oder minder unvollkommener Weise hervorgestreckt werden kann. Mit dieser Einlagerung in die Schalen ist eine Reduktion der Organisation verbunden, welche ihren prägnantesten Ausdruck in dem Verluste

des Kopfes findet, welchen der gemeinsame Vorfahr der Mollusken, der Urmollusk, den wir wohl unter den Gastropoden zu suchen haben, offenbar besessen hat. Die Bivalven verloren durch Absonderung der Schalen ferner ihre freie Beweglichkeit, wenn wir von Pecten, Lima und einigen Veneraceen absehen, deren Lokomotionsvermögen doch auch nur als ein gering entwickeltes zu betrachten ist.

Bei Tieren, deren eines Körperende durch einen Kopf repräsentiert wird, hat eine Konzentration der sensorischen Apparate in diesem Teile stattgefunden; bei Tieren, bei denen ein Kopf noch nicht ausgebildet ist, sind die höheren Sinnesorgane, soweit sie vorhanden, über die Oberfläche des Körpers zerstreut und infolge davon an Zahl vermehrt. Denn diesen Organismen fehlt, was jene in höherem oder minderem Maße besitzen, die einheitliche Orientierung des Leibes. Nicht überall findet sich dieses Verhältnis scharf ausgeprägt vor; aber im allgemeinen wird man wohl zugeben, daß die Ausbildung eines Kopfes die Tendenz, wenn ich so sagen darf, in den höheren Sinnesorganen hervorruft, sich nach diesem Körperteil hinzuziehen, womit dann gleichzeitig eine Reduktion der Zahl und eine höhere Ausbildung der Struktur verbunden zu sein pflegt.

Wenn nun bei einer Tierform im Laufe des phyletischen Entwickelungsganges aus irgend welchen Gründen eine Rückbildung des Kopfes bis zum völligen Verlust desselben sich einstellt, so wird auch eine Zerstreuung der höheren Sinnesorgane, sofern solche überhaupt noch ausgebildet werden, über die ganze Körperoberfläche stattfinden müssen, ganz wie bei Tieren, denen ein differenzierter Kopf von Anfang an gefehlt hat.

Das ist aber bei den Arcaceen und auch bei den Pectiniden der Fall.

Mit der Rückbildung des Acephalenorganismus (und ich glaube, wir müssen diese Klasse als einen Zweig des Molluskenstammes betrachten, welcher im Vergleich zu den übrigen Zweigen eine gewisse Degeneration in seiner Körperbeschaffenheit erkennen läßt), mit dem Schwinden des Kopfes konnte ein vollständiger Verlust der höheren Sinnesorgane einhergehen: und das ist thatsächlich bei den meisten Muscheln so. Wurden aber derartige Organe noch ausgebildet, so mußten sie sich über die Körperoberfläche, i. e. über den Mantelrand zerstreuen und somit auch an Zahl beträchtlich sich vermehren [1].

---

1) Man könnte mir hier einwenden, daß die Gehörorgane eine

Erklärt sich so für die Arcaceen, wie für die Pectiniden die Zahl der Augen als eine Folge des Verlustes des Kopfes, so kommt als teleologisches Moment, wenigstens für die Arcaceen, der Verlust des Lokomotionsvermögens hinzu. Es liegt auf der Hand, daß, wenn diesen Tieren aus dem Vorhandensein der Augen ein Vorteil erwachsen sollte, dazu ein oder mehrere Paare nicht ausreichend waren. Eine Arca kann sich nicht drehen und wenden, wenn sie auch wollte. Mit der Bauchseite auf Felsen festgeklemmt, wäre sie wehrlos, wenn ein Feind sich ihr von einer Seite nahte, auf der Augen nicht vorhanden wären. Die Zerstreuung dieser Gebilde über die ganze Oberfläche des Mantelrandes setzt sie aber in den Stand, ihre Aufmerksamkeit nach allen Seiten zu richten und so jederzeit bereit zu sein, durch schnellen Schluß ihrer Schalen sich vor Insulten zu schützen.

Es erübrigt noch die Erwägung, ob die Invaginationen als Augen betrachtet werden können oder nicht. Ich befinde mich hier in mir erfreulicher Übereinstimmung mit Carrière (Molluskenaugen), der mit Recht die Augenfunktion dieser Gebilde leugnet. Was mich in erster Linie dazu bestimmt, ist nicht ihre enorme

---

solche Zerstreuung nicht zeigen, sondern in der vorderen Körperpartie sich finden. Dem möchte ich entgegenhalten, daß die Gehörsfunktion der Otocysten meines Erachtens keineswegs zweifellos sicher ist. Ich bekenne, mir keine physiologische Vorstellung davon bilden zu können, wie in einem Organe, das tief in die Leibeshöhle eines Tieres eingebettet ist, das ferner keinerlei Einrichtungen besitzt, welche eine Kommunikation mit dem umgebenden, also schallleitenden Medium herstellen, eine Gehörsempfindung zustande kommen soll. Die Schallwellen, welche in unserem Falle als Vibrationen des Wassers sich äußern werden, prallen an die Körperwand (ich meine den Weichkörper) an. Selbst wenn diese sie weiter leiten könnte, so würden die Schwingungsamplituden der einzelnen Schallwellen durch die verschiedenartigen, mit ganz ungleicher Textur versehenen und darum auch ungleich schwingungsfähigen Gewebe des Körpers, ehe sie zum sogenannten Gehörorgan gelangt sind, derartig abgeändert sein, daß sie als solche, d. h. als Schallwellen nicht mehr erkannt werden können, eine Gehörsempfindung selbst primitivster Art nicht mehr zustande kommen kann. Ich bezweifle aber auch, daß die Körperwand bei Muscheln überhaupt imstande ist, den Schall zu leiten; ich möchte vielmehr annehmen, daß die Weichteile nicht nur schalldämpfend wirken, sondern die Wellen geradezu vernichten. Denn schallleitende Membranen müssen nach physikalischen Gesetzen ein anderes Verhalten zeigen als die nachgiebigen, in ihrem Kontraktionszustand und Turgor sich immerwährend ändernden Körperteile, welche die Otocysten bedecken.

Anzahl, welche, wie es scheint, für CARRIÈRE hauptsächlich von ausschlaggebender Bedeutung war; es ist vielmehr der Mangel eines zu diesen Gebilden tretenden Nerven. Sinnesorgane, und noch dazu mit sogenannter höherer Funktion, ohne ausgiebige und besondere Innervation sind meines Erachtens ein physiologisches Unding. Denn von histiologischen wie physiologischen Gesichtspunkten aus muß man daran festhalten, als Sinnesorgan nur einen solchen Komplex von Zellen zu betrachten, in welchem sich besonders geartete epitheliale Elemente finden, die mit Nervenfasern in direkter Verbindung stehen, als deren terminale Gebilde sie aufzufassen sind. Eine Sinnesempfindung ohne Interkurrenz von Nerven bei Metazoën anzunehmen, geht meines Erachtens nicht an; und wenn es Organe giebt, die, gebaut nach dem Typus eines Sinnesapparates, der Nerven entbehren, so sind dieselben nicht Sinnesorgane sensu strictiori, d. h. wirklich funktionierende, sondern es sind rückgebildete oder abortive Formen. Nun gleichen die PATTEN'schen „invaginate Eyes" den Augen mit „embryonalem" Typus, die FRAISSE (18) beschrieben hat, in vielen Beziehungen, unterscheiden sich aber von diesen durch die Abwesenheit des spezifischen Nerven. Der Nerv macht die von FRAISSE gefundenen Bildungen zu Augen — den Nerven in den Augen von Patella hat HILGER bekanntlich nachgewiesen — sein Mangel nötigt, den PATTEN'schen diese Funktion abzusprechen. Ich glaube, wir haben es bei letzteren mit abortiven Formen zu thun. Sie sind, wie PATTEN (32) mit Recht betont hat, offenbar die Homologa der „transitory pigmented cups", welche derselbe Forscher an Embryonen von Pecten gefunden hat, und mit diesen als Erinnerungen an den gemeinsamen, gastropodenähnlichen Vorfahren zu betrachten. Sie kommen nicht mehr zur vollen Ausbildung (daher abortiv), weil für die Funktion von invaginierten Augen der Mantelrand einer Muschel kein geeigneter Ort sein dürfte, sie bleiben aber auf einer gewissen Entwickelungsstufe stehen, sind somit auch im ausgewachsenen Tiere zu treffen und verschwinden nicht, wie bei Pecten. Eine Sehfunktion kommt ihnen aber nicht mehr zu.

III. Mytilacea.

(Fig. 15—29.)

Untersucht wurden Mytilus edulis L., Modiola barbata L., Lithodomus dactylus Sow. und Pinna nobilis L.

A. Allgemeines.

Der Mantelrand der Miesmuschel läßt bei makroskopischer Betrachtung folgende Verhältnisse erkennen: Am vordersten Ende der Muschel ist er geschlossen, insofern beide Hälften in der Mittellinie miteinander verwachsen sind. Ungefähr von der Mitte der Unterfläche des vorderen Schließmuskels ab treten beide Hälften deutlich hervor, sind aber bis zum Rande des Muskels noch durch eine ziemlich derbe, dreieckige Membran miteinander verbunden. Nach ihrer Trennung erscheint jeder Mantelrand als eine Verdickung des Mantels, welche aus zwei Falten, einer äußeren und einer inneren, besteht, zwischen denen sich ein flaches Thal ausbreitet, das ein gelbbraunes Kolorit besitzt. Etwa von der Gegend ab, wo der Byssus austritt, beginnt eine Umgestaltung im äußeren Aussehen der Innenfalte. Zunächst tritt eine braune Pigmentierung auf, welche auf beiden Seiten der Falte sich zeigt. Sie ist im Anfang schwach, wird aber, je mehr man sich dem hinteren Ende des Tieres nähert, immer intensiver und ist in den hintersten Partieen, welche dem hintersten gewölbten Schalenrande anliegen, von schwarzer Farbe. Die Innenfalte wird ferner, mit dem Auftreten der Pigmentierung, breiter und höher und hat in den hintersten Partieen am lebenden Tiere ein gefranztes, am konservierten Materiale, also im Zustand starker Kontraktion, ein halskrausenartiges Aussehen. Die beiden Mantelränder in dieser Gegend, auch hier will ich sie als Mantelzacke bezeichnen, sind, wie die entsprechenden Partieen der vordersten Körperregion, durch eine kurze, straffe Quermembran miteinander verbunden, deren hintere Fläche intensiv pigmentiert ist. Nach hinten von dieser Membran, da, wo der Rand zur Rückenfläche des Tieres sich aufbiegt, verliert er das halskrausenförmige bez. gefranzte Aussehen wird vielmehr platt mit zugeschärftem Kontur, vereinigt sich mit dem der Gegenseite und bildet dadurch den Analsipho, der eine Lichtung von etwa linsenförmiger Gestalt hat. Die Pigmentierung

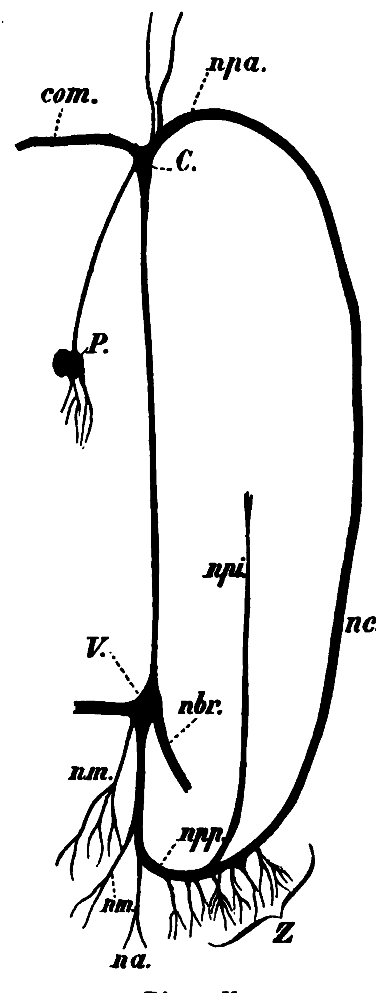
des Analsipho zeigt den gleichen Charakter wie die der Zotten. Die Außenfalte bleibt in ihrem ganzen Verlaufe glatt, ist zugeschärft und liegt der Schaleninnenfläche dicht an. Ihre Innenseite ist pigmentiert, ihre Außenseite, wenigstens bei makroskopischer Betrachtung, pigmentfrei.

Bei Modiola barbata erscheint der eigentliche Mantelrand unter dem Bilde einer schmalen, dünnen Doppelfalte, welche der Schaleninnenfläche dicht anliegt und von vorn nach hinten stets gleiche Verhältnisse erkennen läßt. Unterhalb, d. h. mantelwärts vom Rande, befindet sich eine Anschwellung der inneren Fläche des Mantels, welche von der Vereinigungsstelle beider Mantelhälften am hinteren Rande des vorderen Schließmuskels beginnt, anfänglich ziemlich schmal ist, dann nach und nach 2—3 mm Breite erlangt und kontinuierlich nach hinten sich erstreckt, wobei sie allmählich ein krausenförmiges Aussehen erhält. Die Anschwellung, bei ihrem ersten Auftreten vorn ziemlich dicht am Rande gelegen, entfernt sich nach hinten zu allmählich von demselben, so daß der Abstand zwischen Anschwellung und Rand schließlich so viel mißt, wie jene breit ist. Am hintersten Ende vereinigen sich die beiden Seiten, und es entsteht dadurch eine Art Analsipho, der aber viel weniger ausgeprägt ist als bei Mytilus.

Lithodomus dactylus zeigt folgendes Verhalten: Der Rand des Mantels, der sich breit über die Unterseite des vorderen Schließmuskels legt, teilt sich am hinteren Rande desselben in zwei Hauptfalten. Die eine von diesen, die äußere, welche schmal ist und von welcher die junge Epicuticula entsteht, liegt der Schaleninnenfläche dicht an, sie bleibt in ihrer ganzen Ausdehnung von vorn nach hinten immer von gleicher Beschaffenheit und vereinigt sich mit der der anderen Seite, nachdem sie sich auf die obere Fläche des hinteren Schließmuskels begeben hat. Die innere Falte entwickelt sich vom unteren hinteren Rande des vorderen Schließmuskels und zieht zunächst dicht an der äußeren hin. Ungefähr in gleicher Höhe mit der vorderen Fläche des Spinnfingers entfernt sie sich von der äußeren, nimmt an Breite zu, wird allmählich krausenförmig und spaltet sich in zwei Partieen. Die äußere derselben, die hauptsächlich gekraust ist, setzt sich allmählich in den hier sehr stark ausgeprägten Analsipho fort oder vielmehr, sie bildet ihn durch Vereinigung mit der Gegenseite derart, daß sie sich teilt und mit ihrer äußeren Hälfte die äußere und hintere, mit ihrer inneren die vordere und untere Wand des Analsipho darstellt. Sie wird dabei, ungefähr vom vorderen Rande

des hinteren Schließmuskels ab, intensiv schwarzbraun pigmentiert. Auch der Analsipho zeigt diese Pigmentierung in sehr hohem Grade. Die innere Partie der Innenfalte vereinigt sich vor dem vorderen Rande des hinteren Schließmuskels mit der Gegenseite und bildet dabei eine in der Medianebene gelegene, farblose Warze von linsenförmigem Aussehen.

Bei Pinna nobilis ist der Mantelrand in der ganzen Ausdehnung offen. Er beginnt vorn sehr schmal und verbreitert sich erst in der hintersten Partie, die der stark bogenförmigen hinteren Wölbung der Schale entspricht, zur Zacke. Im eigentlichen Rande und in der Zacke, in letzterer dicht stehend, in ersterer weniger dicht, finden sich weißliche, knopfförmige Hervorragungen; es sind dies die von Will (89) als Augen gedeuteten Bildungen.



Figur II.
Schematische Darstellung des Nervensystems von Mytilus edulis L.
C Cerebral-, *P* Pedal-, *V* Visceralganglion; *com* vordere Kommissur; *nbr* Kiemennerv; *nm* Muskelnerven; *npp* nervus pallialis posterior; *npa* nervus pallialis anterior; *npi* innerer Mantelnerv; *na* Nerv zum Enddarm; *nc* Ringnerv; *Z* Zackennerven.

Ueber die Innervation des Mantelrandes der Mytilaceen ist Folgendes auszusagen: Vom Visceralganglion gehen ab das Cerebrovisceralkonnektiv, der Kiemennerv, nach hinten ein Muskelnerv, der sich bald mehrfach teilt, und direkt nach unten der Mantelnerv. Derselbe entsendet kurz nach seinem Ursprunge nach innen einen feinen Ast zum hinteren Schließmuskel. Am hinteren äußeren Rande des Muskels schlägt er sich nach außen zum Rande um und giebt dabei einen Ast ab, der wahrscheinlich den Enddarm innerviert. Beim Einbiegen in den Rand teilt sich

der Nerv. Der innere, sehr zarte Zweig verläuft im Mantel, der äußere, die Hauptmasse der Fasern enthaltende Stamm zieht in der Basis des Mantelrandes dahin, also da, wo der letztere sich gegen den Mantel absetzt. Er ist in der ganzen Cirkumferenz des Mantelrandes als Ringnerv vorhanden und geht in das Cerebralganglion über, oder vielmehr der vom Visceralganglion kommende Mantelrandnerv vereinigt sich mit dem vom Cerebralganglion entspringenden zum Ringnerven. Vom Ringnerven gehen in den Mantelrand hinein zahlreiche Äste ab, in denen man im Schnitt vielfach Ganglienzellen antrifft. Vorstehende, von Mytilus edulis entnommene und für die übrigen untersuchten Arten gültige Schilderung deckt sich in allen wesentlichen Punkten mit der Beschreibung, welche DUVERNOY (10) von Mytilus edulis, Modiola albicosta und Pinna nobilis gegeben hat.

B. Spezielle Beschreibung.

Hinsichtlich der Resultate, welche ich nach Mazeration des Mantelrandes von Mytilus, Modiola und Lithodomus erhielt, kann ich mich kurz fassen.

Bei Lithodomus dactylus sieht man in einer vom lebenden Tiere entnommenen und in Seewasser untersuchten Partie des Mantelrandes zwischen den lebhaft schlagenden Cilien, die 12—16 μ hoch sind, zahlreich starre und leicht glänzende Stacheln hervorragen, die weder eine eigene Bewegung besitzen, noch durch das Spiel der Wimpern mitbewegt werden. Sie sind die bei weitem längsten derartigen Gebilde, die man bei Acephalen im Mantelrande findet (Fig. 15 a); ihre Länge schwankt zwischen 36 μ und 68 μ, übertrifft also bedeutend die der Wimpern. Bei mittleren Vergrösserungen erscheinen diese Stacheln ganz hyalin (Fig. 15 a), bei Anwendung stärkerer Systeme sieht man in ihnen eine Zeichnung angedeutet, welche darauf hinweist, dass sie ein Bündel feinster Borstenhaare darstellen. Meistens konvergieren die Haare nach der freien Seite und dann erscheinen die Stacheln dreieckig; zuweilen ist eine solche Konvergenz nicht vorhanden, dann sind die Stacheln parallel begrenzt. An Mazerationspräparaten erscheinen die Stacheln nicht mehr als einheitliche Gebilde, sondern als ein Bündel durcheinander gewirrter und unter dem Einfluß der Reagentien leicht varikös gewordenen Haare (Fig. 15 b). Sie sitzen auf dem Köpfchen einer schmalen Zelle auf, deren proximales, spindelförmig angeschwollenes und kernhaltiges Ende in eine feine, variköse Nervendfaser sich fortsetzt (Fig. 15 b). Es sind also die Pinselzellen von Lithodomus.

Bezüglich Mytilus edulis und Modiola barbata, welch' beide Spezies fast völlig identische Verhältnisse zeigen, verweise ich auf die Darstellung, welche FLEMMING in seiner ersten Arbeit über Mollusken (14, „die Haare tragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken") gegeben hat. Den Beobachtungen des genannten Forschers, die sich auf pg. 415—419 und 429 der zitierten Abhandlung finden, habe ich nichts Neues hinzuzufügen.

Bei Beschreibung der Resultate, welche das Studium von Schnittpräparaten durch den Mantelrand liefert, muß ich jede Spezies gesondert betrachten, da nur hinsichtlich der Bindesubstanz die Verhältnisse einander ähneln, hinsichtlich aller übrigen Punkte aber jede Art von der anderen verschieden ist.

Mytilus edulis. Auf einem Schnitte durch die Mantelzacke erkennt man, daß die Außenfalte (Fig. 16 *af*) in drei sekundäre Falten zerfällt, die ich Lamellen nennen will. Zwischen der mittleren und äußeren Lamelle findet sich eine tiefe Bucht, die bis zur eigentlichen Falte geht, während mittlere und innere Lamelle auf gemeinsamem Stiele sitzen. Von der Außenfläche der mittleren entspringt die Epicuticula (Fig. 16 a, *cu* und 18 *cu*).

Betrachten wir zunächst die Außenlamelle (Fig. 17). Dieselbe hat ungefähr handschuhfingerförmige Gestalt auf dem Längsschnitte; ihr Epithel zeigt an der Innenfläche eine Gruppierung zu verschieden breiten, aber gleichmäßig hohen Zotten (Fig. 17 *i*), während die Außenfläche, die kontinuierlich in die des Mantels übergeht, glatt ist. Sehr eigentümlich gestaltet ist das Epithel der Innenfläche dieser Lamelle. Es ist sehr hoch, sehr schmal (Fig. 17 *i*) und zeigt einige Besonderheiten in seinem Verhalten gegen Farbstoffe. Seine Maße im konservierten Materiale sind folgende: es ist 36 μ hoch, 1,8—2,7 μ breit; der längsovale, basal gelegene Kern ist circa 9 μ lang. Zuweilen, d. h. nicht auf allen Schnitten enthalten diese Zellen ein in ihren distalen Abschnitten angehäuftes, goldgelbes Pigment von körniger Beschaffenheit (Fig. 17 pi_1). Der freie Rand des Epithels ist etwas undeutlich konturiert und mit einem spärlichen Körnchenbrei bedeckt. Ob wir es hier mit einem Sinnesepithel besonderer Art zu thun haben, ließ sich auch an Zupfpräparaten nicht entscheiden, denn nie konnte ich diese Zellen so vollständig isoliert erhalten, daß die Bilder durchaus eindeutig waren. An Präparaten, die mit alkoholischer Boraxkarminlösung gefärbt wurden, hatten diese Zellen, im Gegensatze zu allen übrigen Epithelien, eine ganz intensiv rote Färbung angenommen, die sich manchmal derartig

abstufte, daß sie am stärksten im basalen, den Kern enthaltenden Abschnitte ausgesprochen war, während sie in der distalen Partie etwas abblaßte. Bei Schnittfärbung in wässeriger Lösung von Bismarckbraun war stets der basale Abschnitt dunkel-, der distale hellbraun tingiert.

Manchmal findet man im distalen Abschnitte der Lamelle, dicht der Innenfläche anliegend, kreisförmige oder ovale Durchschnitte von Drüsen liegen, die sich in Bismarckbraun hellbraun, in Orange G-Hämatoxylin gelborange, in Eosin-Hämatoxylin hellrosa gefärbt hatten, ein Verhalten, das für die Beurteilung der physiologischen Dignität dieser Drüsen von hoher Bedeutung ist. Davon später.

Beim Übergang zur Außenfläche wird das Epithel niedriger, etwa halb so hoch wie auf der Innenseite. Es enthält zuweilen ein orangefarbenes, körniges Pigment, das im Gegensatze zu dem auf der Innenfläche vorkommenden die basalen Partieen erfüllt (Fig. 17 pi_2). . Das Epithel ist im allgemeinen ein indifferentes, flimmerloses Cylinderepithel mit länglichen Kernen. Drüsen kommen auf der Außenfläche nicht vor.

Die Mittellamelle (Fig. 18 *ml*) erhebt sich von der Basis der Außenlamelle. In der zwischen beiden befindlichen Bucht hat das Epithel, welches dieselbe auskleidet, genau das gleiche Aussehen wie das vorhin beschriebene Epithel an der Innenseite der Außenlamelle. Die Mittellamelle, deren innerer Ursprung ungefähr 350 μ höher steht als der äußere, hat auf dem Durchschnitt etwa lanzenspitzenförmige Gestalt. Sie hatte, in einem Falle gemessen, an ihrem inneren Ursprunge 0,4 mm Länge, war an der Basis 180 μ, an der Spitze 10 μ breit. Außen- wie Innenfläche sind glatt. Der ersteren liegt dicht an die Epicuticula, welche im Anfange schmal ist, ihre definitive Breite erst jenseits der Mittellamelle erlangt (Fig. 18 *cu*). Das Epithel an der Außenfläche ist radiär gegen die Epicuticula gerichtet, seine Kerne sind nur im basalsten Teile der Lamelle deutlich zu erkennen und erscheinen dann als schmale, lange Gebilde; im distalen Abschnitt fehlen sie und dadurch wird auch die Unterscheidung der Zellen sehr erschwert, ja zuweilen unmöglich gemacht (Fig. 18 *e*). Die Epithelzellen der Innenfläche der Mittellamelle sind platte, wimperlose Zellen (Fig. 18 *ml*), welche kleine, kreisrunde Kerne haben. Im spitzesten, also distalsten Abschnitte der Lamelle hat es den Anschein, als ob der innere Epithelbelag der Epicuticula direkt aufläge (Fig. 18 *ml*).

Die Innenlamelle der Außenfalte ähnelt auf dem Schnitte einer Mantelrandpapille von Ostrea (Fig. 18 *il*). Das sie bedeckende Epithel, das auf Außen- und Innenfläche Wimpern trägt, enthält sehr selten auf der Außen-, sehr stark entwickelt auf der Innenfläche Pigment. Letzteres hat einen orangefarbenen oder goldgelben Ton, ist körnig und erfüllt nur den distal vom Kern gelegenen Abschnitt der Zellen (Fig 18 *pi*). Es ist nicht kontinuierlich in allen Schnitten und in der ganzen Ausdehnung der Lamelle vorhanden, sondern zeigt unregelmäßige, strichförmige Unterbrechungen. Die Epithelzellen der Innen- wie der Außenfläche haben circa 23 μ Höhe und 3,6 μ Breite, sie gehen innen kontinuierlich in die Innenfläche der eigentlichen Falte über und zeigen hier gleiche Eigenschaften. Die Kerne, welche die Breite der Zellen besitzen, liegen basal.

Außer durch die Bewimperung ihres Epithels zeichnet sich die Innenlamelle von den beiden anderen vorher beschriebenen Lamellen durch die Anwesenheit von Drüsen aus (Fig. 18 *dr*, Fig. 16 a *il*, dr_1). Dieselben gehören ausschließlich der Innenfläche an, d. h. so tief sie auch im Gewebe eingebettet sein mögen, sie münden ausschließlich auf der Innenfläche. Sie finden sich hier bis in die Spitze hinein, überschreiten diese aber nie (Fig. 18 *il*). Auf der Innenfläche der eigentlichen Falte kommen sie, wenn auch nicht sehr reichlich, ebenfalls vor (Fig. 16 a, *af*, graue Linie) und zwar bis ungefähr zur Mitte, fehlen dann aber stellenweise und treten erst wieder in der Bucht, die zwischen Außen- und Innenfalte besteht, dann aber gleich in großer Masse auf. Sie zeigen bei Schnittfärbung mit verschiedenen Tinktionsmitteln folgendes Verhalten. In Bismarckbraun erscheinen sie blaß gelbbraun, gelborange in Orange G-Hämatoxylin, rosarot in Eosin-Hämatoxylin. In beiden letzteren Farbstoffen sind die Kerne blau. Die Drüsen sind alle einzellige Gebilde, welche zwischen den Epithelzellen in Intercellularlücken münden (Fig. 18 *dr*). In diesen Mündungen, welche in Figur 18 der Deutlichkeit wegen dunkel gezeichnet sind, ist die Färbung des Sekretes vollständig übereinstimmend mit der der Drüsenzellen.

Die Innenfalte der Mantelzacke (Fig. 16a, *if*) gleicht auf Durchschnitten einem Keile, dessen Schneide nach innen, dem Mantelraume zugekehrt, dessen Basis nach außen gerichtet ist. An ihrer Außenfläche geht sie kontinuierlich in die Außenfalte, an ihrer Innenseite entweder in die Eingangs dieses Abschnittes erwähnte Quermembran oder, wenn diese fehlt, in die Innenfläche

des Mantels über (Fig. 16 a). Die Bucht zwischen Innen- und Außenfalte ist im allgemeinen breit. Auf Schnitten hat man die Schärfe des Keiles nicht immer in voller Ausdehnung getroffen; es rührt dies von seiner halskrausenförmigen Gestalt her.

Die Epithelzellen der Innen- wie der Außenfläche dieser Falte sind ziemlich hohe Wimperzellen, welche ein gelbbraunes Pigment enthalten, das in Form kleiner, dicht gedrängt stehender Körner den distal vom Kern gelegenen Abschnitt erfüllt. Die Kerne der Zellen liegen basal und sind meist oval gestaltet, seltener kreisrund (Fig. 19). Zwischen diesen indifferenten Zellen erkennt man bei Anwendung starker Systeme sehr deutlich die Pinselzellen, wie dies schon von FLEMMING in seiner zweiten Arbeit über Mollusken (15) beschrieben und auf seiner Figur 17, Taf. XXVI l. c., auf die ich hiermit verweise, ganz vortrefflich abgebildet worden ist[1]).

Die histiologisch und physiologisch interessantesten Gebilde sind die Drüsen. Auf der Außenfläche der Falte treten dieselben in der Bucht zur Außenfalte, wie schon vorhin bemerkt, ziemlich reichlich auf und nehmen bis etwas über die Mitte der Falte an Zahl sehr beträchtlich zu. Gegen die Spitze werden sie wieder spärlicher, ohne indessen ganz zu schwinden. Die Tiefe, bis zu der sie unter dem Epithel in die Substanz der Falte eingebettet sich finden, ist allenthalben die gleiche, sie beträgt praeter propter 0,1 mm. Die Drüsen liegen teils einzeln, teils zu zweien, teils sind sie zu Nestern von größerer Zahl gruppiert (Fig. 19 *e*). Hat man im Schnitt den dünnen Ausführungsgang mitgetroffen, was bei dessen stark geschlängeltem Verlaufe überaus selten ist, so ist die Form der Drüsen flaschenähnlich; ohne Ausführungsgang erscheinen sie als rundliche Gebilde, deren Durchmesser innerhalb sehr enger Grenzen schwankt (Fig. 19 *e*). Sie sind einzellige Drüsen; der Kern einer jeden Zelle ist klein und kreisrund. Bei Anwendung stärkerer Linsen kann man in ihrem Plasma folgende

1) Beiläufig sei hier erwähnt, daß SHARP (43) in seiner Arbeit: „On the visual organs in Lamellibranchiata" zwischen den Pigment führenden nichtpigmentierte Zellen gesehen haben will, die sich ähnlich wie die von ihm bei Ostrea beschriebenen pigmentlosen verhalten sollen. Da solche Gebilde nun, wie SHARP behauptet, überall da vorkommen, wo der Mantelrand Sitz der Lichtempfindung ist, so können sie auf ein Sehvermögen von Mytilus hindeuten (pag. 460 l. c.) Diese Auffassung bedarf keiner Widerlegung. Was SHARP eigentlich gesehen hat, ist aus seiner schematischen Abbildung (Fig. 3, Taf. 26 l. c.) sehr schwer zu entnehmen; ich vermute, daß er die Pinselzellen für Sehzellen gehalten hat.

Details erkennen. Die weitaus größte Zahl derselben zeigt exquisit netzförmige Struktur (Fig. 19 *e*). Die Stränge der Zellsubstanz sind in der verschiedenartigsten Weise durcheinander geflochten, so daß ein ganz unregelmäßiges Maschenwerk entsteht. Die Stränge haben sich stets intensiver in dem angewandten Farbstoff tingiert als die Zwischensubstanz. Je enger die Maschen sind, desto intensiver ist die Färbung, je weiter, desto blasser das Kolorit. In den Drüsennestern findet man außerdem Zellen, in welchen man nur noch Spuren der Netzstruktur, und wieder andere, in denen man keine Struktur des Plasma mehr erkennen kann. Diese letzteren Zellen bleiben ganz farblos in allen Tinktionsmitteln und sind nur bei Anwendung homogener Immersion zu erkennen. Ihre zellige Natur wird nur dadurch deutlich, daß man in ihnen einen an die Wand gedrückten und stark geschrumpften Kern sieht, der infolge seiner Schrumpfung sich intensiver tingiert hat als die Kerne normaler Drüsenzellen. Der Ausführungsgang führt stets zwischen die Epithelzellen hinein in interepitheliale Lücken (Fig. 19 a); Becherzellen zur Fortschaffung des Sekretes sind nicht vorhanden.

Für die später zu erörternde physiologische Dignität dieser Drüsen sind von Wichtigkeit ihre Reaktionen gegen Farbstoffe. In Orange G - Hämatoxylin ist der Kern blau, das Drüsenplasma hellorange (Fig. 19 *e*), in Eosin-Hämatoxylin der Kern blau, die Zellsubstanz rötlich, in Bismarckbraun die Substanz hell gelbbraun, der Kern dunkelbraun, in Safranin letzterer leuchtend rot, erstere blaßrosa.

Einen ganz anderen Charakter besitzen die Drüsen, welche sich auf der Innenfläche der Innenfalte finden (Fig. 16 a, dr_2). Sie sind zunächst sehr viel zahlreicher als an der Außenfläche und nicht unbeträchtlich kleiner. Sie sind, wie jene, zu Nestern gruppiert, einzelliger Natur und zeigen, wenn der Ausführungsgang im' Präparate zu sehen ist, flaschenförmige Gestalt. In einem Schnitte, der mit Orange G-Hämatoxylin gefärbt wurde (Fig. 19 *i*), erscheint die weitaus größte Menge derselben veilchenblau und ganz homogen; der kleine Kern ist intensiver blau gefärbt. Diese blauen Drüsen tingieren sich in Bismarckbraun dunkelbraun, in Eosin-Hämatoxylin violett, in Safranin violett. Den geschilderten Drüsen kleben vielfach halbmondförmige Kuppen oder rundliche oder unregelmäßig konturierte Gebilde an, die, wie aus der Figur 19 *i* hervorgeht, in Orange G-Hämatoxylin eine dunkel orangegelbe Farbe angenommen haben. Zuweilen liegen die orangenen

Bildungen selbständig; dann besitzen sie einen relativ großen Kern mit deutlich sichtbarem Gefüge. In den meisten Fällen aber erscheinen sie als Adnexa der blauen Drüsen; dunkel orangefarbene und blaue Partie sind Bestandteile einer und derselben Zelle. Sie unterscheiden sich von den Drüsen der Außenfläche durch die Struktur ihres Plasma auf das schärfste. Während jene die geschilderte netzförmige Zeichnung besitzen, ist eine solche hier nicht zu erkennen. Vielmehr erscheint der Drüsenleib grob granuliert; die Granulierung (Fig. 19 *i*) ist offenbar der optische Ausdruck eines sehr dichten Gefüges der den Zellleib zusammensetzenden Bestandteile; sie bewirkt eine intensive Tingierung in Plasma färbenden Reagentien, wenigstens intensiver als auf der Außenfläche. Zwischen den dunkel orangenen und den veilchenblauen Partien einer Drüse der Innenfläche (ich halte mich dabei an den in Figur 19 abgebildeten Schnitt, da bei der gewählten Färbung die tinktorialen Eigentümlichkeiten sehr klar hervortreten) existieren nun zahlreiche Übergangsstufen. Man findet Drüsen, an denen das Blau nur gering vorhanden ist, andere, bei denen es dem Orange das Gleichgewicht hält, in den meisten Fällen überwiegt das Blau. Kurz: es ergiebt sich bei einem genaueren Studium vieler, in gleicher Weise wie der abgebildete gefärbter, Schnitte, daß die orangene Partie die Vorstufe der blauen darstellt, daß also bei der Sekretion das Plasma der ruhenden Drüse eine vollständige Umwandlung in seinen tinktorialen Eigentümlichkeiten und in seiner Struktur erleidet. Der sekretgefüllte Abschnitt einer Drüsenzelle ist homogen und zeigt Mucinreaktion, der sekretleere oder ruhende ist dicht granuliert und giebt diese Reaktion nicht.

Entsprechend der größeren Zahl der in Orange G-Hämatoxylin hauptsächlish blau erscheinenden Drüsen sind die allermeisten Ausführungsgänge, welche hier wie an den Drüsen der Außenfläche eine direkte Fortsetzung des Zellleibes bilden, blau gefärbt. Nur dann, wenn eine Drüse auf der Innenfläche keine Umwandlung in Mucin zeigt, ist auch der Ausführungsgang orangefarben. In diesem Falle aber ist er ganz schmal, fadendünn, im ersteren, bei blauer Färbung, ist er sehr breit. Da er ohne Interkurrenz von Becherzellen zwischen interepithelialen Lücken sein Sekret nach außen führt, so hat er die ihm benachbarten Epithelzellen etwas komprimiert; dieselben erscheinen in der Nähe eines Ausführungsganges stäbchenförmig.

Im eigentlichen Mantel, also proximalwärts der Zacke, fehlen an der Innenfläche in der Bindesubstanz gelegene Drüsen voll-

ständig, dagegen kommen hier sehr reichlich Becherzellen vor (Fig. 16 a, *be*). Vergleicht man eine Mantelpartie mit der Falte, so wird es völlig klar, daß die von FLEMMING (15) in der letzteren beschriebenen Becherzellen nicht vorhanden sind. Hat man einen Schnitt in Orange G-Hämatoxylin gefärbt, so kann man an der Innenfläche des Mantels zwei Formen von Becherzellen unterscheiden. Die einen stellen sich als ein Konglomerat dunkel orangefarbener Tröpfchen dar, die anderen sind veilchenblau gefärbt. An Zahl sind beide Formen einander ungefähr gleich; ob sie aber beide zusammengehören, ob die orangene in die blaue übergeht, habe ich mit Bestimmtheit nicht zu eruieren vermocht.

Die Darstellung, die ich in vorstehenden Zeilen von der Innenfalte der Mantelzacke gegeben habe, steht hinsichtlich eines Punktes zu derjenigen, welche sich in FLEMMING's zweiter Arbeit über Mollusken (15) findet (cfr. pag. 453—459, besonders 456 und Fig. 14, 15 und 16, Taf. XXVI l. c.) in Widerspruch. Die Angaben FLEMMING's, daß die einzelligen Drüsen, durch deren Entdeckung dieser Forscher zuerst den Nachweis des bis dahin geleugneten Vorkommens drüsiger Elemente im Mantelrande von Muscheln geliefert hat, je in eine Becherzelle münden, habe ich nicht bestätigen können. Wohl sieht man die blauen (cfr. oben) Ausführungsgänge an der Innenfläche, namentlich in der proximalen Hälfte sehr breit, oft becherförmig gestaltet, aber Becherzellen sind es nicht. Zur Konstatierung der zelligen, also selbständigen Natur dieser Mündungen würde der Nachweis gehören, daß jede von ihnen einen Kern hat. Das ist aber nicht der Fall; sie sind kernlos, und da, wo man in ihnen einen Kern zu finden glaubt, überzeugt man sich durch genaueres Zusehen, daß er entweder einer über oder unter der Mündung liegenden Epithelzelle angehört. An dünnen, 5 μ, Schnitten ist auch die Möglichkeit dieser Täuschung ausgeschlossen.

Eine Erweiterung erfahren die FLEMMING'schen Beobachtungen, insofern hier zum erstenmal nachgewiesen wurde, daß nicht bloß an der Innen-, sondern auch an der Außenfläche der Innenfalte Drüsen vorkommen, welche letztere sich in die Innenfläche der Außenfalte fortsetzen. Und ferner kommt die Thatsache hinzu, daß im eigentlichen Mantel Becherzellen sich finden, Drüsen aber, die in die Bindesubstanz eingebettet sind, fehlen. Eine schematische Darstellung der Drüsenverteiluug zeigt also die Verhältnisse wie in Fig. 16 a.

Die am Eingang erwähnte, zwischen den Mantelzacken aus-

gespannte Quermembran hat an ihrer hinteren Fläche ein Epithel, welches eine kontinuierliche Fortsetzung des Epithelbelages der Innenfläche der Zacke ist und genau die gleichen Eigenschaften wie dieses besitzt. In der Substanz der Membran eingebettet finden sich Drüsen vor, die denselben Charakter wie die der Innenfläche haben. Das Epithel der Vorderfläche der Membran, also der Fläche, welche dem Branchialraum zugekehrt ist, ist ein Flimmerepithel, dem in reichlicher Menge Becherzellen beigemischt sind.

Schnitte durch den eigentlichen Mantelrand (Fig. 16 b) zeigen im wesentlichen die gleiche Konfiguration wie bei der Zacke. Auch hier besteht die Außenfalte aus drei Lamellen. Statt durch eine tiefe Bucht ist sie durch eine flache Ebene von der Innenfalte getrennt. Die Ebene läuft in eine kleine Papille (Fig. 16 b bei *p*) aus, von der sich proximalwärts die Innenfalte erstreckt, die einen keilartigen Vorsprung (Fig. 16 b bei *k*) besitzt. Die Drüsen sind in gleicher Weise wie in der Zacke verteilt und haben die gleichen tinktorialen Eigentümlichkeiten. Also, um die früher gewählte Ausdrucksweise beizubehalten, die orangefarbenen Drüsen (Fig. 16 b, dr_1) finden sich an der Innenfläche von der Innenlamelle der Außenfalte und in der flachen Ebene, die blauen (Fig. 16 b, dr_2) an der Innenfläche der Innenfalte bis zum eigentlichen Mantel.

Hinsichtlich der Verteilung der Nerven kann ich auf die vortreffliche und erschöpfende Beschreibung hinweisen, welche Flemming (15) im dritten Abschnitte seiner Arbeit „Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken" gegeben hat. Ich habe derselben nichts hinzuzufügen.

Über die Verteilung der Muskeln ist folgendes auszusagen: In dicken, bei der stets gewählten Schnittrichtung, welche quer zur Längsachse des Tieres war, längsgetroffenen Bündeln ziehen sie vom Mantel zum Rand. Hier begiebt sich ein schmales Bündel zur Außenfalte, an deren Innenfläche es entlang läuft. Dasselbe sendet nur sehr wenige Fasern nach der Außen-, etwas mehr nach der Innenlamelle, welche von denselben die Kreuz und Quer durchsetzt wird. Die Hauptmasse des Bündels zieht in der Mittellamelle dahin, und zwar an deren Außenfläche. Hier liegen die Muskeln der Epicuticula, namentlich im distalen Abschnitt der Lamelle, so dicht an (Fig. 18 *ml*), daß es fast den Anschein hat, als ob die Muskeln an der Bildung der Epicuticula sich beteiligen.

Die Hauptmasse der Muskeln durchsetzt die Innenfalte, hier weit auseinander strahlend. Dicht unter der Drüsenregion, außen wie innen, bildet sie ein schmales Längsbündel. Die Mitte der Zacke wird hauptsächlich von quergetroffenen, also ringförmig durch den Rand verlaufenden Muskeln eingenommen, zwischen welchen man nur spärlich schmale Längszüge antrifft.

Modiola barbata. Auf dem Schnitt erscheint der Mantelrand dieser Spezies in jeder Region seiner Ausdehnung aus drei Falten zusammengesetzt. Von diesen stehen die mittlere und innere auf gemeinsamem Fuße, während die äußere selbständig ist (Fig. 20 *if*, *mf*, *af*). Die mittlere Falte erscheint als eine kleine, schmale Abblätterung der inneren und trägt die Epicuticula (Fig. 21 *cu*). Die am mächtigsten entwickelte ist die Innenfalte; die Länge derselben betrug an einem ausgewachsenen Exemplare 0,85 mm, die Breite war 0,3 mm.

Das Epithel der Innenfalte ist innen wie außen ein schmales, hohes Wimperepithel, dem, namentlich reichlich auf der Innenseite, Pinselzellen beigemischt sind (Fig. 21). Man kann an dieser Falte zwei Regionen unterscheiden, eine Drüsenregion und eine Infiltrationsregion. In letzterer (Fig. 21 *sm*) ist das Sekret, wie bei Arca diluvii, in die Bindesubstanz gewissermaßen infiltriert, in der ersteren wird es von histiologisch besonders differenzierten Drüsenzellen abgesondert (Fig. 21 *dr*). Die beiden Regionen nehmen verschiedene Teile des Längsschnittes ein, und zwar liegt die Drüsenregion an der Innenseite, die Infiltrationsregion an der Außenseite der Falte (Fig. 21). Erstere ist die an Umfang geringere; auf sie kam in dem Präparate, von welchem die vorhin angegebenen Maße stammen, 0,1 mm der Breite, während der Rest von der anderen Region eingenommen ward; die Trennung beider Partieen liegt also nicht in der Medianlinie der keulenförmig gestalteten Falte, sondern mehr nach innen zu. Die Drüsen sind in der Falte außerordentlich massenhaft vorhanden (Fig. 21), gegen den Fuß derselben und im Übergang zum eigentlichen Mantel werden sie spärlicher und treten erst wieder in beträchtlicher Zahl in jener Anschwellung auf (Fig. 20 *as*), deren früher in dem mit „Allgemeines" überschriebenen Abschnitte ausführliche Erwähnung geschah. Die infiltrierten Sekretmassen dagegen sind nur in der Falte vorhanden, in allen übrigen Mantelrand- und Mantelpartieen fehlen sie.

Die Drüsen sind in der Falte so zahlreich und liegen so eng

aneinander, daß es unmöglich ist, an dieser Stelle ihres Vorkommens zu entscheiden, ob sie einzellige oder mehrzellige Gebilde sind (Fig. 21 *dr*). In den Regionen, in denen sie spärlicher vorhanden sind, erkennt man klar, daß sie aus einer Zelle bestehen, welche flaschenförmige Gestalt hat. Der bauchige Fundus der Zelle, welcher den Kern enthält, liegt in der Bindesubstanz mehr oder weniger tief eingebettet, der halsförmige als Ausführungsgang dienende Abschnitt führt zum Epithel. Die Entleerung des Sekretes geschieht durch interepitheliale Lücken; Becherzellen sind nicht vorhanden. Man kann an den Drüsen, die, nach ihren tinktorialen Eigentümlichkeiten zu schließen, Mucindrüsen sind, besonders deutlich in der Falte (Fig. 21 *dr*) drei Hauptformen unterscheiden, die, durch zahlreiche Übergangsstufen miteinander verbunden, als drei verschiedene Phasen des Sekretionsprozesses zu betrachten sind. Die erste Form bleibt in allen Farbstoffen blaß und zeigt eine deutlich netzförmige Struktur ihres Plasma. Die zweite Form hat sich mehr gefärbt und erscheint homogen. Die dritte Form endlich ist intensiv gefärbt und besteht aus zahlreichen, dichtgedrängten Tropfen. Die drei Drüsenformen kommen promiscue vor, d. h. sie liegen in jeder Höhe der Drüsenregion, bald nahe, bald fern vom Epithel. Die Spitze der Falte ist von Drüsen und, wie ich gleich hier bemerken will, von Sekretmassen frei.

Die infiltrierten Sekretmassen erscheinen als kleine Tröpfchen, die so außerordentlich dicht stehen, daß jeder andere Bestandteil der Faltensubstanz verdeckt ist. Nur schmale Muskelbündel sieht man in ihnen (Fig. 21 *sm*). Sie münden auf der Außenfläche der Falte in interepithelialen Lücken; Becherzellen sind auch hier nicht vorhanden.

Die Mittelfalte (Fig. 21 *cu*) ist sehr klein; sie besitzt an der Innenfläche ein niedriges, wimperloses Epithel. An ihrer Außenfläche ist ein Epithel nicht zu erkennen, hier liegt ihr die Epicuticula sehr dicht an, in welche sich die vom gemeinsamem Fuße der Innen- und Mittelfalte aufstrebenden Längsmuskelbündel fortzusetzen scheinen, d. h. es hat auch hier den Anschein, als ob die Muskulatur, wie bei Mytilus edulis, sich an der Bildung der Epicuticula beteiligt.

Die Außenfalte (Fig. 22) zeichnet sich vor den anderen Falten dadurch aus, daß in den Epithelzellen ihrer Außenfläche ein ziemlich reichliches Pigment von schmutzig gelbbrauner Farbe vorkommt, das sich auch in den Zellen der Außenfläche des Randes findet (Fig. 22 *pi*). Sonst aber fehlt dem Mantelrande dieser

Spezies die Pigmentierung. In der distalen Hälfte der Falte finden sich Drüsen, die durchaus denjenigen gleichen, welche an der Innenseite der Innenfalte vorkommen. Sie zeigen deutliche Mucinreaktion, färben sich also in Orange G-Hämatoxylin veilchenblau, in Bismarckbraun dunkelbraun; sie münden durch Epithellücken auf der Innenseite der Falte (Fig. 22 *dr*). Im proximalen Abschnitte der Innenseite sind Drüsen nicht vorhanden. Auf der Außenseite finden sich in der proximalen Hälfte sehr reichlich Becherzellen (Fig. 22 *be*), die in der distalen fehlen. Sie erstrecken sich außen durch den ganzen Rand hindurch bis in den Mantel hinein. Sie erscheinen nach Färbung der Schnitte in Bismarckbraun strohgelb, nach Orange G-Hämatoxylin hellgelb, nach Eosin-Hämatoxylin leuchtendrot. Ihre Theca ist mit dichtgedrängten kleinen Tröpfchen erfüllt. Diese Farbenreaktion der Becherzellen unterscheidet sie von den gewöhnlichen Gebilden dieser Art vollständig. Sonst zeigen Becherzellen stets exquisite Mucinreaktion; das gegenteilige tinktoriale Verhalten hier macht es zur Gewißheit, daß sie eine andere Funktion haben, und läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß sie vielleicht bei der Bildung der Schale nicht unbeteiligt sind.

Bezüglich der Muskulatur ist dem, was bei Besprechung der Mittelfalte gesagt wurde, noch folgendes hinzuzufügen. Die Hauptmasse der Längsmuskulatur verläuft in der Außenseite des Mantelrandes und begiebt sich dann teils in die Mittelfalte, teils in die Innenfalte, hier die infiltrierten Sekretmassen durchsetzend und zwischen diesen und der Drüsenregion dahinziehend. Sehr schwache Längsbündel trifft man an der Innenfläche der Außenfalte an. Die Hauptmasse der Quermuskeln sind in der Eingangs beschriebenen, sich durch die ganze Länge des Randes erstreckenden Anschwellung vorhanden (Fig. 20 *as*); hier bilden sie, mit nur spärlichen Längsbündeln durchsetzt, eine mächtige Masse und beherrschen das mikroskopische Bild.

Die Nervenverteilung bei Modiola ist die gleiche wie bei Mytilus; ich kann also auch für diese Spezies auf die FLEMMING'sche Darstellung (15) verweisen.

Lithodomus dactylus. Die einzelnen Partieen des Mantelrandes zeigen bei mikroskopischer Betrachtung sehr verschiedene Verhältnisse und müssen daher gesondert beschrieben werden.

Die äußere Falte in der hintersten Region des Mantelrandes, also in der Mantelzacke, besteht aus drei Lamellen, einer

äußeren, mittleren und inneren (Fig. 23 *il*, *ml*, *al*). Die innere Lamelle, deren basale Breite an ausgewachsenen Exemplaren ungefähr 0,2 mm, deren Höhe etwa 0,38 mm mißt, hat auf dem Schnitte nahezu das Aussehen einer Mantelrandpapille einer Ostreacee (Fig. 23 *il*). Die Mittellamelle (Fig. 23 *ml*) zeigt im Schnitt Lanzenspitzengestalt, ist schmal und reicht außen tiefer herab als innen. An ihrer Außenfläche entwickelt sich die Epicuticula (Fig. 23 *cu*). Die äußere Lamelle hat peitschenschnurförmige Gestalt (Fig. 23 *al*) im Schnitte, ist etwa halb so breit und ziemlich genau so lang wie die Innenlamelle. Sie liegt der Schaleninnenfläche dicht an.

Das Epithel der letzteren Lamelle ist ein etwa 6 μ hohes, außen wie innen wimperloses Cylinderepithel, dessen teils runde, teils ovale Kerne meist basal gelegen sind. Die Epithelzellen der Mittellamelle sind auf deren Innenfläche etwa 14 μ hoch, haben im basalen Abschnitte der Lamelle Wimpern, entbehren derselben aber in den distalen Partieen; die Kerne liegen basal und sind kreisrund. An der Außenseite ist das Epithel nur in den seltensten Fällen zu erkennen; dann erscheint es in die Länge gezogen, fast parallel der Richtung der Epicuticula. Es legt sich letzterer eng an.

Die Innenlamelle (Fig. 23 *il*) besitzt ein etwa 18—20 μ hohes und circa 5 μ breites Cylinderepithel, das außen wie innen auf seiner freien Fläche neben deutlich und gut erhaltenen Wimpern ungemein reichlich Körnchenbrei trägt, der als Rest der zerstörten Sinnesborsten zu betrachten ist. Die Zellen der Innenfläche sind häufig in ihrem distalen Abschnitte mit einem körnigen, orangefarbenen Pigmente erfüllt, das denen der Außenfläche meist mangelt. Die Kerne der Epithelien sind auf beiden Seiten basal gelegen und von kreisrunder oder ovaler Gestalt. Beim Übergang zur Innenfläche der eigentlichen Falte erleidet das Epithel der Innenseite der Innenlamelle eine vollständige Veränderung in seinem morphologischen Verhalten und in seiner funktionellen Bedeutung. Es wird allmählich höher und bekommt einen besonders gearteten Inhalt, während die Bewimperung sich unverändert erhält. Durch die Veränderung des Inhaltes und durch ihre voluminösere Form stellen sich auf der ganzen Innenfläche die Zellen als mächtige Becherzellen dar (Fig. 23 *be*), welche die indifferenten Epithelzellen zu schmalen Stäben zusammengedrückt haben. Der Inhalt der Becher besteht aus einzelnen, dicht gedrängten, kleinen Tropfen, die sich bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Häma-

toxylinfärbung intensiv schwarzblau gefärbt haben. Nach einem derartig behandelten Präparate ist Fig. 23 gezeichnet. Nach Tinktion in Bismarckbraun erscheinen sie gelbbräunlich, nach Behandlung mit Eosin-Hämatoxylin rötlich, zeigen also nicht die den gewöhnlichen Becherzellen eigene Mucinreaktion.

Die innere Falte der Region der Mantelzacke unterscheidet sich von der äußeren in zwei Punkten. Einmal zerfällt sie nicht in sekundäre Falten, Lamellen, sondern bleibt stets einfach, und zweitens kommen in ihr Drüsen vor, die in der Bindesubstanz eingebettet sind, während die dort vorhandenen großen Becherzellen hier fehlen.

Der Epithelbelag der Innenfalte (Fig. 24) besteht auf der Innenseite aus tief dunkelbraun pigmentierten, auf der Außenseite aus pigmentfreien, schmalen, cylindrischen Wimperzellen, zwischen denen man bei Anwendung stärkerer Systeme ganz gut die Pinselzellen erkennen kann, deren Borsten, durch die Reagentien zerstört, stellenweise durch starke Massen von Körnchenbrei repräsentiert werden. Die Drüsen, welche sich vorfinden, sind besonders zahlreich an der Innenfläche vorhanden. Hier erscheinen sie als kleine, einzellige Gebilde (Fig. 24 *dr*), die, wenn im Schnitte der dünne, in interepithelialen Lücken mündende Ausführungsgang getroffen ist, flaschenförmige Gestalt haben, sonst aber teils als kreisrunde, teils als ovoïde Zellen sich darstellen. Sie färben sich in Eosin-Hämatoxylin violett, mit Vorwiegen des blauen Tones, in Bismarckbraun intensiv dunkelbraun, zeigen also exquisite Mucinreaction. Auf der Außenfläche sind Drüsen nur sehr spärlich vorhanden. Im distalen Abschnitte haben dieselben sich in den eben erwähnten Farbstoffen hellrosa bez. hellgelbbraun gefärbt, während im proximalen Abschnitte die wenigen vorhandenen Drüsen die gleichen tinktorialen Eigentümlichkeiten besitzen wie die auf der Innenfläche. Die Drüsen liegen außen wie innen ziemlich dicht am Epithel und sind gegen die Substanz der Falte durch Längsmuskelzüge (Fig. 24 *lmm*) abgegrenzt.

Die Analfalte zeigt hinsichtlich des epithelialen Belages und der Verteilung der Drüsen genau dieselben Verhältnisse, wie die Innenfalte der Mantelzacke.

Der eigentliche Mantelrand zeigt auf dem mikroskopischen Schnitte folgende Konfiguration. Zwei schmale Falten (Fig. 25 f_1 und f_2), die etwa handschuhfingerförmige Gestalt im Schnitte besitzen, sind durch ein flaches Thal (Fig. 25 *t*) voneinander getrennt. Die äußere dieser Falten geht dann in eine von ihrer

Basis an sanft ansteigende, wellenförmig gestaltete Fläche über, die nach außen tief und steil abfällt, hier die Epicuticula erzeugt (Fig. 25 *cu*) und dann sich zu einer zu äußerst gelegenen, im Schnitt peitschenschnurförmig gestalteten, schmalen Falte (Fig. 25 *af*) erhebt. Diese Falte hat dieselbe Höhe wie die das Thal begrenzenden. Man muß also folgende Regionen im Rande unterscheiden: das Thal, die beiden Falten desselben, die Innenfläche des Randes, in welche sich die innere Falte fortsetzt, die Fläche zum Ursprung der Epicuticula hin und die Außenfalte. Diese Regionen, die kontinuierlich ineinander übergehen, unterscheiden sich in ganz charakteristischer Weise voneinander, sowohl durch die Form des Epithels, wie durch die Anwesenheit bezw. Abwesenheit von Drüsen.

Das Epithel des Thales ist ein niedriges Flimmerepithel, 10 μ hoch, 7 μ breit, mit zentral gelegenen, kreisrunden Kernen von 5 μ Durchmesser. Hier finden sich sehr spärlich Drüsen dicht unter dem Epithel, die von flaschenförmiger Gestalt sind und von nur einer Zelle gebildet werden. Ihr Fundus, i. e. der bauchige Teil der Flasche, hat etwa 9 μ breitesten Durchmesser; ihr Ausführungsgang ist fadenförmig und führt in Lücken zwischen den Epithelzellen. Die größte Entfernung des Drüsenkörpers vom freien Cuticularsaume des Epithels beträgt 21 μ. Beim Ubergang zur inneren der Begrenzungsfalten wird das Epithel um weniges höher, 14 μ, behält aber sonst den Charakter wie im Thale. Auch bezüglich der Drüsen gelten die eben gemachten Angaben, sie finden sich an der Innen- wie an der Außenfläche der Falte in spärlicher Anzahl und zeigen denselben Habitus wie im Thale.

Mit dem Übergange zur Innenfläche des Randes geht eine Veränderung im Epithel in der Hinsicht einher, daß zwischen gewöhnlichen indifferenten Wimperzellen Becherzellen auftreten (Fig. 26). Im Anfang sind sie ziemlich spärlich, werden aber weiter nach unten zu, d. h. je mehr man sich dem eigentlichen Mantel nähert, immer zahlreicher. Die Drüsen sind von der Umbiegungsstelle der Falte zur Innenfläche bis zur Grenze des distalen Viertels sehr zahlreich, von da ab fehlen sie vollständig (Fig. 26). Sie sind in dieser Region nicht mehr einzellig, sondern mehrzellig und von nicht unbeträchtlicher Größe (Fig. 26). Man findet Drüsenkörper von 75 μ längstem und 16 μ breitestem Durchmesser, andere, bei denen das Verhältnis sich wie 27:21 oder wie 43:18 gestaltet, etc. Der sehr dünne Ausführungsgang setzt sich plötzlich gegen den Drüsenkörper ab. Die Drüsen reichen nicht über

90 μ, von der freien Fläche des Epithels gemessen, in die Substanz des Randes hinein. Die Mündung der Drüsen liegt da, wo keine Becherzellen vorkommen, in interepithelialen Lücken; da, wo Becherzellen vorhanden sind, scheint es, daß die Ausführungsgänge der Drüsen in diese übergehen. Man findet aber auch die Mündungen der Drüsen zwischen Becherzellen liegen (Fig. 26 *dra*). In der Gegend der Becherzellen ist die Höhe des Epithels circa 23,4 μ, die Breite 7 μ. Die Becherzellen haben eiförmige Gestalt, ihr breiter Pol ist der basale, ihr schmaler sieht nach der freien Epithelfläche, von der er noch etwa 5 μ entfernt ist (Fig. 26). Zuweilen sind die Becherzellen schmaler und reichen bis dicht an den Epithelsaum; häufig ist dann ihr Inhalt in Gestalt eines schmalen Pfropfes über den freien Rand der Epitheldecke herausgetreten. Meistens stehen die Becherzellen dicht gedrängt aneinander, manchmal sind auch indifferente Zellen zwischen ihnen reichlich vorhanden (Fig. 26).

Die tinktorialen Eigenschaften der Becherzellen und der Drüsen sind durchaus übereinstimmende; sie sind dunkelbraun nach Anwendung von Bismarckbraun, veilchenblau nach Anwendung von Orange G-Hämatoxylin, zeigen also Mucinreaktion.

An der äußeren, das Thal begrenzenden Falte hat die Innenfläche ein Epithel, das mit der Höhe des Epithels des Thales übereinstimmt, und enthält zahlreiche kleine, einzellige Drüsen, die wie die des Thales und der inneren Begrenzungsfalte in Epithellücken münden und Mucinreaktion zeigen. Die Außenfläche ist völlig drüsenfrei.

Auf der Fläche, die sanft ansteigend zum Ursprung der Epicuticula hinführt, haben die einzelnen Epithelzellen eine Höhe von 40 μ und eine Breite von 5 μ; der Kern derselben liegt basal und ist 9 μ lang und 3,6 μ breit (Fig. 27). Diese schmalen und hohen Epithelzellen, die auf ihrer freien Fläche einen spärlichen Körnchenbrei tragen, erhalten sich in der gleichen Form bis an den äußersten Rand. Hier, wo die Epicuticula entsteht (Fig. 25 *cu*), werden sie ganz platt. In dieser ganzen Region kommen Drüsen und Becherzellen nicht vor.

Die Außenfalte (Fig. 25 *af*) gleicht in ihrem Habitus der Außenlamelle an der Außenfalte der Zacke; das dort Gesagte findet auch hier Geltung.

Die Muskulatur erscheint als Längs- und Quermuskulatur. Die Längsmuskeln ziehen meist dicht unter dem Epithel dahin, die daselbst befindlichen Drüsen von der übrigen Substanz scharf

trennend (Fig. 24 *lmm*). Die Quermuskulatur nimmt mehr die zentralen Partieen zwischen der äußeren und inneren Epitheldecke ein. Von beiden Muskelgruppen gehen feine Bündel teils nach der Außen-, teils nach der Innenfläche zum Epithel, die infolge ihrer Kontraktion die leichte Zottenbildung der Epitheldecke hervorrufen.

Bezüglich der mikroskopisch erkennbaren Nervenverteilung ist zu bemerken, daß dieselbe in jeder Beziehung derjenigen gleicht, welche man bei den übrigen Mytilaceen findet. Auch hier sei daher auf die FLEMMING'sche Darstellung verwiesen.

Pinna nobilis. Der Rand dieser Spezies geht, wie das Studium mikroskopischer Schnitte lehrt, in drei Falten aus, von denen die äußere (Fig. 28 *af*) die kürzeste, die mittlere (Fig. 28 *mf*) die längste ist, während die Ausdehnung der inneren (Fig. 28 *if*) zwischen beiden die Mitte hält. Innere und mittlere Falte haben auf dem Längsschnitte handschuhfingerförmige Gestalt, während die äußere Lanzenspitzen ähnlich ist.

Das Epithel der Innenfläche des Mantels, der Innenfläche der Innen- und Mittelfalte ist ein ziemlich niedriges Flimmerepithel, das außerordentlich zahlreich Becherzellen enthält (Fig. 28 *be*), deren Breite oft gleich der Höhe ist. Die Zellen der Außenfläche der Innen- und Mittelfalte sind um weniges niedriger als die der Innenseite; zwischen ihnen finden sich keine Becherzellen. Sie sind an der Innenfalte bewimpert, an der Mittelfalte nur in der distalen Hälfte, während hier die proximale Hälfte der Außenseite der Wimpern entbehrt. Der Epithelbelag der Außenfalte besteht auf beiden Seiten aus niedrigen wimperlosen Zellen.

Bezüglich der Becherzellen sind folgende Details zu notieren. Die Form derselben ist im allgemeinen eirund, der runde Pol ist distal, der spitze basal gerichtet; in letzterem liegt der kleine, rundliche Kern. Man muß zwei Arten von Becherzellen unterscheiden, die, soweit ich mich überzeugen konnte, in keiner Weise zusammengehören, da Übergangsstufen zwischen beiden vollständig fehlen. Die in weitaus überwiegender Mehrzahl vorhandene Art besitzt einen homogenen Inhalt, der sich in Orange G-Hämatoxylin veilchenblau, in Eosin-Hämatoxylin violett und in Bismarckbraun tief dunkelbraun färbt, also Mucinreaktion zeigt. Die zweite Art der Becherzellen, die sehr viel spärlicher vorkommt, ist bedeutend kleiner als die vorige. Denn während jene die Größe der übrigen Epithelzellen besitzt, reichen die Zellen dieser Art

vom freien Rande nur bis zur halben Höhe der Epitheldecke. Ihr Inhalt besteht aus Tröpfchen, die dicht an einander gedrängt sind und sich in Bismarckbraun hellbraun, in Orange G-Hämatoxylin orangegelb gefärbt haben. Sie haben einen basal gelegenen, kleinen Kern und wurzeln mit einem schmalen Fuße in der subepithelialen Substanz der Falte bez. des Randes.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der früher bereits erwähnten knopfförmigen Hervorragungen (Fig. 28 und 29 *k*). Dieselben wurden von Will (49) für Augen gehalten. Carrière (6) schildert in seinem Buche über „die Sehorgane der Tiere“ ihre Struktur folgendermaßen: „Diese Knöpfchen bestehen innen aus sehr lückenreicher Bindesubstanz, außen aus dem Körperepithel, dessen Zellen auf der Oberseite sehr hoch werden und vollkommen mit einer Masse gefüllt sind, welche bei Einwirkung von Pikrinschwefelsäure in Tropfen herausquillt, von Überosmiumsäure und Goldchlorid in den Zellen zu graugelben, beziehungsweise rötlichen Cylindern erstarrt.“ (pg. 98 l. c.)

Patten (32) fand an Mazerationspräparaten, die er von diesen Gebilden angefertigt, dass dieselben aus einer großen Masse konischer Zellen bestehen, „expanded at the outer extremity and drawn out to a point at the inner; they were filled with a mass of refractive, closely packed, globules — which, indeed, gave them the appearance of gland cells — and were surrounded by narrow, ciliated cells, occasionally faintly colored at their expanded outer ends. Upon the external surface, the large cells were often provided with several, longitudinal fibres seen in the retinophorae of Arca, but I could not decide whether they really were so or not“ (pg. 607 l. c.) Nach ihrer Stellung auf dem Rande des Mantels, ihrer halbkugeligen Gestalt erscheinen sie Patten als Gebilde, die wie die Augen von Arca betrachtet werden müssen. Doch entscheidet er sich nicht definitiv für diese Auffassung, sondern hält, wie aus den citierten Sätzen hervorgeht, die Möglichkeit offen, dass die knopfförmigen Hervorragungen Drüsen seien, wofür sie übrigens auch Carrière, wenn auch nicht expressis verbis, zu halten scheint.

Meine eigenen Untersuchungen brachten mir folgende Ergebnisse.

Die knopfförmige Hervorragung findet sich zwischen Mittel- und Innenfalte (Fig. 28 *k*), und zwar so, dass sie in der Bucht zwischen beiden Falten sich wie ein Pilz erhebt, beide nach außen beziehentlich nach innen ein wenig dislocierend. Das uns beschäf-

tigende Gebilde hat einen in der Substanz des Randes wurzelnden, fast drehrunden Fuß und einen halbkugeligen Körper (Fig. 29 *k*). Zuweilen ist der Fuß sehr lang, zuweilen kurz und gedrungen, manchmal fehlt er ganz. Die bei einer Spezies vorkommenden knopfförmigen Gebilde sind alle einander gleich; wenn sich Größendifferenzen finden, so sind dieselben nur geringfügiger Natur. Bei einer etwa $3^1/_2$ cm langen Pinna betrug die Gesammthöhe der Hervorragung 110 μ; davon entfielen 70 μ auf das eigentliche Organ, 40 μ auf den Fuß. Die Breite des halbkugeligen Abschnittes betrug 230 μ, die des Fußes 60 μ.

Auf einem Längsschnitte, der genau die Mitte der knopfförmigen Hervorragung getroffen, erkennt man die Zweiteilung derselben, ihre Zusammensetzung aus Fuß und Körper, sehr deutlich (Fig. 28 *k*). Der physiologisch wichtigere und histiologisch interessantere Teil ist der Körper. Derselbe besteht aus schmalen Zellen (Fig. 28 *k*), die in der Mitte am längsten sind, bei dem oben erwähnten Exemplare 80 μ maßen, nach den Seiten zu an Länge abnehmen — 68 μ — und allmählich in das flimmerlose und indifferente niedrige Epithel des Fußes übergehen. Die Breite der Zellen schwankte in dem erwähnten Exemplare zwischen 3,6 μ und 7,2 μ; ihre Gestalt bleibt sich in der Mitte wie in den Seitenpartieen gleich, nur die alleräußersten Zellen haben ein leicht kolbenförmiges Aussehen. Die Basis der Zellen, die gleichbedeutend ist mit der des eigentlichen Organes, setzt sich durch eine zarte Linie deutlich gegen die Substanz des Fußes ab (Fig. 28 *k*). Diese Linie wird nicht durch eine Membran gebildet, sondern entsteht durch die in einer Reihe liegenden Basen der Zellen, die somit eine dem freien Kontur derselben parallele, schön bogenförmig geschwungene Linie bilden (cfr. Fig. 28). Von derselben 5,4 μ in distaler Entfernung liegen die Kerne der Zellen. Dieselben messen in der Länge 5,4 μ, in der Breite 1,8 μ, sind also längsovale Gebilde, die eine leichte Körnelung, aber kein deutlich differenziertes Kernkörperchen zeigen. Die Zellen des Organes liegen, wie ein Längsschnitt durch die Mitte des Organes lehrt (Fig. 28 *k*), parallel nebeneinander, konvergieren in proximaler Richtung nur an der Außen- und Innenfläche des Organes, also an den der Mittel- und Innenfalte zu gelegenen Stellen, da, wo die bogenförmige Begrenzungslinie proximalwärts hinabgezogen ist. Wie sich an Zellen, die in zertrümmerten Schnitten vorkommen, mit Deutlichkeit zeigt, besitzen dieselben eine differenzierte, zarte Membran, die sich in deren ganzer Ausdehnung findet. Die einzelnen Zellen,

wie man sie in Schnitten trifft, die von gut fixiertem und vorsichtig erhärtetem Materiale angefertigt wurden (das beste Fixierungsmittel ist hierfür Pikrinsalpetersäure), gleichen einander keineswegs, sondern bieten vielmehr ein sehr verschiedenartiges Aussehen dar. Der Anblick, den ein solches Organ gewährt, weicht infolgedessen bedeutend ab von allem, was man im Mantelrande der Acephalen sieht (Fig. 28 *k*). Ich will mich zunächst an Schnitte halten, die mit Bismarckbraun gefärbt waren. Zuvörderst ist zu bemerken, daß die Färbung der knopfförmigen Hervorragungen in dem genannten Reagens durchweg eine blaßgelbbräunliche ist. Nur die Kerne und die dicht um die Kerne liegende Zone des Zellplasma ist dunkelbraun tingiert. Eine Zellform, die besonders reichlich in den Seitenrändern des Organes sich findet, weniger dagegen in den mehr centralen Teilen des Schnittes, ist dadurch charakterisiert, daß das Zellplasma, wie man zu sagen pflegt, zart granuliert ist (Fig. 28 *k*). Der Zellleib, und zwar proximalwärts und distalwärts der Kernzone, stellt sich dar als aus einzelnen dunklen, dicht gedrängt stehenden Punkten zusammengesetzt, die in heller Grundsubstanz liegen. Diese zarte Granulierung zeigen ferner alle Zellen, welches ihr Aussehen auch sonst sein möge, in dem proximalwärts vom Kerne gelegenen Abschnitte. Eine andere Zellform stellt sich dar als ein ganz oder fast ganz leerer Schlauch, d. h. distalwärts vom Kern zeigt die Zelle keine oder nur eine ganz geringe Färbung: eine geringe, wenn man einige gelbbräunliche, tropfenähnliche Gebilde in ihr sieht; gar keine, wenn auch diese fehlen. Wiederum eine andere Zellform ist dadurch ausgezeichnet, daß ihr distal vom Kern gelegener Abschnitt von einer hellgelbbräunlichen Masse gebildet wird, die ganz homogen erscheint und einen eigentümlich schimmernden, fast metallischen Glanz zeigt. Durch die lange, schmale Gestalt der Zelle hat der Inhalt ein stabförmiges Aussehen erlangt. Als Unterform dieser Hauptform (cfr. für alle diese Details Fig. 28 *k*) kann man die Zellen betrachten, welche einen nicht mehr homogenen stabförmigen Inhalt besitzen, sondern wo dieser Inhaltsstab in mehr oder weniger zahlreiche, unregelmäßige Schollen zerfallen ist, die ebenso gefärbt sind und ebenso glänzen wie der homogene Stab. An solchen Zellen tritt der Inhalt häufig am freien Rande hervor und zwar in wechselnder Form. Meistens sind es Tropfen, die teilweise mit dem übrigen Zellinhalte zusammenhängen, teilweise sich von ihm gelöst haben und dann durch ihre ungemein verschiedenartigen Bildungen an die Myelinformen markhaltiger Ner-

ven von Vertebraten erinnern. Der vorhin erwähnte Zerfall kann sich auf den ganzen Inhaltsstab erstrecken oder nur auf eine kleine, bald mehr kernwärts, bald mehr nach der freien Seite zu gelegene Partie sich beschränken. Eine fernere Unterform ist die, bei welcher der eine Abschnitt der distalen Zellpartie, und zwar ausnahmslos der mehr nach dem Kern zu gelegene, granuliert erscheint, während der mehr nach der freien Seite zu sich findende ein homogenes, stabartiges Aussehen hat. Außer diesen Zellformen findet man noch ganz schmale Gebilde, deren Zellnatur nur durch die vorhandenen Kerne dargethan wird. Letztere liegen aber nicht in der eigentlichen Kernregion, sondern distalwärts von dieser, ganz unregelmäßig verstreut. Zuweilen liegen sie auf der hohen Kante und erscheinen dann stabförmig; sonst gleichen sie den übrigen Kernen vollständig.

An Schnitten, die in Orange G-Hämatoxylin gefärbt wurden (Fig. 28 *k*), ist folgendes zu sehen. Die erste Hauptform der Zellen, die granulierte, ist orangegelb gefärbt mit einem leichten Stich ins Bläuliche. Die zweite Hauptform, die ganz leer ist, hat eine ebenfalls bläuliche Nüance, ist aber homogen. Die Stabform ist intensiv orange gefärbt und hat einen leicht metallischen Glanz angenommen. Die gleiche Tinktion zeigen die Unterarten der Stabform. Die Kerne sind natürlich intensiv blau. In Eosin-Hämatoxylin ist alles das, was in Orange-Hämatoxylin intensiv orangefarben erscheint, flammend rot geworden und erinnert dadurch sehr stark an die Sekretmassen, die man bei Pectunculus glycimeris findet.

Der Ringnerv, der dicht unter dem Organ liegt (Fig. 28 und 29 *n*), steht mit demselben in enger Relation. Er giebt an dasselbe zwei Äste ab. Der eine, der die Breite des Ringnervenquerschnittes hat, geht zum Centrum des Organes, der zweite, der nur halb so breit ist und erst im Schnitt erscheint, wenn der erste vollständig verschwunden ist, tritt mehr an der inneren Peripherie heran. Beide Nerven sind schwach, man trifft sie nur auf höchstens fünf Schnitten (à 5 μ). Sie sind bis an die basale Fläche der Zellen heran zu verfolgen, hier aber zerfasern sie sich derart, daß sie nicht mehr zu erkennen, insbesondere die Fibrillen der Nerven von denen der Bindesubstanz des Fußes nicht zu unterscheiden sind (Fig. 29 *n*). Auch Zupfpräparate haben mir über das Endschicksal der Nerven keinen definitiven Aufschluß gegeben; namentlich konnte ich darüber keine Gewißheit erlangen, ob die Nervenendfasern in die Zellen des Organes, die oben ge-

nauer beschrieben wurden, oder in besondere, auf dem Schnitte nicht zu erkennende, Sinneszellen übergehen.

Über die Verteilung der Muskulatur ist nicht viel zu sagen; dieselbe gleicht in jeder Hinsicht derjenigen, die bei den übrigen untersuchten Mytilaceen gefunden wurde.

Fragen wir nun, welches die physiologische Bedeutung der knopfförmigen Gebilde ist, die sich im Mantelrande von Pinna finden, so kann meines Erachtens darauf nur die eine Antwort erteilt werden, daß wir es hier mit einem drüsigen Organe zu thun haben, dessen Sekret chemisch von demselben Charakter ist wie das der Drüsen, welche sich an der Außenfläche der Mantelzacke von Mytilus finden. Daß es in der That ein drüsiges Organ ist und nicht, wie Patten (32) für möglich hält, ein Auge, das geht aus dem Aussehen, welches die Zellen darbieten, zur Genüge hervor. Diese Erscheinungen, wie sie oben in ausführlicher Weise beschrieben worden sind, diese Reaktionen auf die Farbstoffe sind nur Drüsenzellen eigen, finden sich an sensorischen Zellen aber nie vor, selbst dann nicht, wenn durch schlechte Fixierung und Konservierung die normale Form der letzteren Alterationen erlitten hat. Wir können ferner, so meine ich, die verschiedenen Formen, unter denen die Zellen der knopfförmigen Mantelranddrüsen von Pinna erscheinen, als ebenso viele Phasen des Sekretionsprozesses betrachten. Die granuliert aussehenden Zellen sind offenbar solche, welche sich im Stadium der Ruhe befinden, sie sind sekretleer. Diejenigen, in welchen der proximale Zellabschnitt granuliert, der distale mit einer homogenen Masse erfüllt erscheint, sind thätige Zellen, in denen die Umwandlung des Zellplasmas in Sekret begonnen hat. Diese Umwandlung ist vollendet in den Zellen, deren Inhalt sich als ein homogener, leicht metallisch glänzender Stab darbietet, dessen Zerfall in einzelne Schollen das Ausstoßen der Sekretmassen erleichtert. Die ganz leer erscheinenden Zellen sind erschöpfte, die sich durch Thätigkeit des Kernes und des um denselben vorhandenen Restes der Zellsubstanz regenerieren können.

Eine gewisse Schwierigkeit der Deutung bereitet die eigentümliche Innervation der knopfförmigen Drüse. Soweit ich die histiologische Litteratur zur Zeit überblicke, kennt man eine direkte Verbindung von Drüsensubstanz und Nerven nicht; alle bisher für eine solche Verbindung in Anspruch genommenen Beobachtungen haben sich als irrig herausgestellt. Die Nerven, welche z. B. bei den Vertebraten in die großen Speicheldrüsen übergehen, treten nicht an das sekretorische Zellplasma, sondern begeben sich

zu den Gefäßen und wirken somit auf die Thätigkeit der Drüsen nur durch Regulierung der Verhältnisse des Blutdrucks ein. Hier bei Pinna wäre dann zum erstenmal ein direkter Zusammenhang von Nerv und Drüsenzelle konstatiert. Wegen der isolierten Stellung, die hinsichtlich dieses Punktes die knopfförmigen Drüsen im Mantelrande von Pinna somit einnehmen, habe ich mich wiederholt bemüht, den Übergang der Nervenfasern in Sinneszellen zu finden; indessen stets vergeblich. Es ist die knopfförmige Anschwellung kein sekretorisches Sinnesorgan oder sensibles Sekretionsorgan, sondern nur eine Drüse von einem in jeder Beziehung sehr eigentümlichen Verhalten.

Die Bindesubstanz des Mantelrandes der Mytilaceen zeigt eine exquisit spongiöse Beschaffenheit. Zahlreiche, sich in allen Richtungen durchkreuzende Fibrillen, in deren Verlauf kleine, von nur wenig Plasma umgebene Kerne sich eingelagert finden, bilden ein überaus enges, dichtes Maschenwerk. Zuweilen erscheinen die Fibrillen membranartig verbreitert. In den Maschen finden sich nicht allzu zahlreich FLEMMING'sche Zellen, d. h. Zellen mit relativ großen Kernen und reichlichem, zart granuliertem Plasma. Die Gestalt derselben ist meistens kreisrund, doch kommen auch längsovale Formen vor. Ihr Plasma färbt sich in Eosin und Orange G ganz schwach; diese Zellen unterscheiden sich dadurch von denjenigen Zellen auf das schärfste, die sich in der Bindesubstanz des eigentlichen Mantels finden und hier ein intensives Kolorit in den genannten Farbstoffen angenommen haben.

Gleichwie bei den Arcaceen, so finden sich auch im Mantelrande der Mytilaceen zwei Drüsenformen vor, die scharf ausgeprägte tinktoriale Differenzen zeigen und die wir, im Anschluß an das bei den Arcaceen Gesagte, als Drüsen von verschiedener physiologischer Bedeutung betrachten müssen. Diejenigen, welche sich in basischen Anilinfarben intensiv färben, sind Mucindrüsen, diejenigen, welche in diesen Stoffen nur eine schwache Färbung annehmen, bereiten ein Sekret, das, zur Verteidigung geeignet, giftige Eigenschaften entfaltet; es sind Giftdrüsen.

Gleichen die beiden Drüsenformen bei Mytilaceen und Arcaceen einander hinsichtlich des tinktorialen Verhaltens vollkommen, so ist doch eine bemerkenswerte Differenz in Rücksicht auf den Ort des Vorkommens vorhanden. Bei den Arcaceen finden sich die Mucindrüsen stets auf der Außenfläche, die Giftdrüsen auf der

Innenfläche des Mantelrandes; jene sind der Schale, diese dem Branchialraum zugekehrt. Bei den Mytilaceen hat das entgegengesetzte Verhältnis statt. Hier sind die Mucindrüsen, mögen dieselben nun in Form von Becherzellen vorkommen, wie bei Pinna, oder wohl charakterisierte Drüsen sein, wie bei den übrigen Arten, stets dem Branchialraum zugewandt. Die das giftige Sekret liefernden Apparate — einzellige Drüsen bei Mytilus, infiltrierte Massen bei Modiola, Becherzellen bei Lithodomus, knopfförmige Drüsen bei Pinna — sind vom Branchialraum stets, sei es durch die Mantelzacke, sei es durch eine Falte derselben getrennt. Während ferner bei den Arcaceen die eine Drüsenform, die Mucindrüsen, immer in einen Raum hinein ihr Sekret entleeren, welcher von der Epicuticula bedeckt ist, ist das bei den Mytilaceen nicht der Fall. Hier ist der zwischen Epicuticula und Schaleninnenfläche sich findende Raum stets drüsenfrei, beziehungsweise haben die Drüsen, die sich in Form von Becherzellen z. B. auf der Außenfläche der Außenfalte von Modiola barbata finden, eine ganz andere Bedeutung als die übrigen sekretorischen Apparate; sie beteiligen sich offenbar an der Bildung der Schale.

Bei Mytilus, Modiola und Pinna kommen Gift- und Mucindrüsen in der ganzen Ausdehnung des Mantelrandes von vorn nach hinten vor; bei Lithodomus finden sie sich nur in der Außenfalte der Mantelzacke, fehlen dagegen im eigentlichen Rande völlig, während hier in geradezu enormer Menge Mucindrüsen vorhanden sind. Es hängt das offenbar mit der Lebensweise von Lithodomus zusammen. Während bei den übrigen Muscheln das Wasser von allen Gegenden der Schalenöffnung her in den Brancbialraum eindringen kann, ist das bei dem in den Stein eingebohrten Lithodomus nur von der Gegend der Mantelzacke aus möglich. Hier allein wird daher auch nur ein Eintreten schädlicher Substanzen in den Mantelraum stattfinden können, daher braucht auch nur hier ein Verteidigungsapparat vorhanden zu sein. Bei den übrigen Arten kann ein Insult von jedem Teile des Mantelrandes erfolgen, es müssen daher auch allenthalben Schutzvorrichtungen getroffen sein.

IV. Unionacea.

(Fig. 30 und 31.)

Untersucht wurden Unio pictorum L. und Anodonta anatina Cuv.

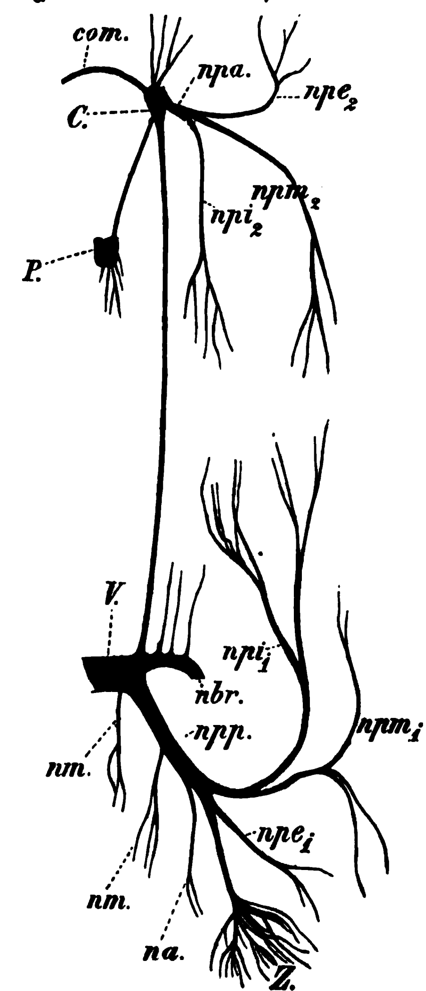
A. Allgemeines.

Der Mantel der beiden untersuchten Spezies ist in seiner ganzen Ausdehnung von vorn nach hinten offen. Da, wo sich hinten die Kiemen aneinander legen, am hintersten Ende des Verwachsungspunktes derselben, sind die Ränder beider Mantelhälften an zwei Stellen miteinander verwachsen, so eine Art Analsipho bildend. Bei makroskopischer Betrachtung zeigt der Mantelrand eine Zusammensetzung aus zwei Falten. Die äußere, höhere, welche die Epicuticula trägt, liegt der Schaleninnenfläche dicht an; sie ist zugeschärft und zieht sich gleichmäßig bis an den Rücken fort, wo sie mit der der Gegenseite verwächst. Die innere Falte steht tiefer und ist breiter als die äußere. In der hinteren Partie der Schale verdickt sie sich zur Zacke und nimmt eine intensive Pigmentierung an. An der Innenfläche der Zacke finden sich zahlreiche, kegelförmige Papillen. Dieselben sind im allgemeinen von brauner Farbe und wurzeln auf dunkelschwarzem Grunde; sie bilden mehrere Reihen, von denen die der innersten am tiefsten, die der äußersten am höchsten stehen, jene sind länger als diese. Die Pigmentierung des Analsipho ist eine fast schwarze.

Über die durch Präparation erkennbare Nervenverteilung im Mantelrande beider Arten ist folgendes zu bemerken: Das Cerebralganglion entsendet das Cerebropedalkonnektiv, das Cerebrovisceralkonnektiv, die Kommissur zum gleichnamigen Ganglion der Gegenseite, nach vorn zur Gegend des Mundes drei Nerven und seitlich einen relativ starken Stamm, welcher in den Mantel sich begiebt. Derselbe teilt sich in drei Äste, von denen der äußere die vorderste Partie des Mantelrandes versorgt. Der mittlere begiebt sich im Mantelrande nach hinten, der innerste verläuft im Mantel selber. Das Visceralganglion giebt nach vorn das Konnektiv, seitlich den Branchialnerven ab. Von letzterem und zwischen ihm und dem Konnektiv gehen nach vorn zahlreiche feine Stämmchen,

bezüglich deren weiteren, hier nicht näher interessierenden Verlaufes ich auf DUVERNOY's (10) schöne Abbildung Taf. 7 Fig. 2 l. c. verweise.

Direkt nach hinten gehen vom Visceralganglion einige zarte Nerven zum hinteren Schließmuskel. Schräg nach außen entfernt sich vom Visceralganglion ein breiter Nervenstamm, welcher sich in drei Äste spaltet. Der hinterste derselben verläuft direkt nach hinten und führt Fasern für den Muskel und den Enddarm. Der mittlere, stärkste Ast teilt sich in drei Zweige, von welchen der hintere zum Analsipho, der mittlere zur Zacke, der vordere in den Mantel und einen kleinen Teil der hinteren Partie des Randes sich begiebt. Der vordere Ast des großen Stammes teilt sich wiederum zweifach und ebenso zerfällt jedes Teilprodukt in zwei Hauptzweige. Die hinteren Nerven von diesen gehen in den hinteren Teil des Mantels und des Randes, die vorderen in die mittleren Regionen. Ob eine Vereinigung der vom Visceralganglion stammenden Nerven mit denen, die ihren Ursprung im Cerebralganglion haben, im Mantel und im



Figur III.
Schematische Darstellung des Centralnervensystems von Anodonta anatina Cuv.

C Cerebral-, *P* Pedal-, *V* Visceralganglion; *com* vordere Kommissur; *nbr* Kiemennerv; *nm* Muskelnerven; *npp* Nervus pallialis posterior; *npa* Nervus pallialis anterior; *na* Nerv zum Enddarm; *Z* Zacke; npe_1 hinterer äußerer, npm_1 hinterer mittlerer, npi_1 hinterer innerer, npe_2 vorderer äußerer, npm_2 vorderer mittlerer, npi_2 vorderer innerer Mantelrandnerv.

Rande statt hat, konnte ich nicht eruieren; doch muß die Existenz einer solchen Vereinigung, wie sie von DUVERNOY (10) in dessen vortrefflicher Figur 1 Taf. 8 und 9 l. c. gezeichnet wird, durch die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung angenommen werden.

Die kurze Schilderung, die ich in vorstehenden Zeilen von der Nervenverteilung entworfen, deckt sich in allen wesentlichen Punkten mit der Beschreibung und den Zeichnungen von DUVERNOY.

B. Spezielle Beschreibung.

Die Pinselzellen im Mantelrand der Unionaceen, die an ihnen zu beobachtenden Details und ihre Beziehungen zu den indifferenten Wimperzellen sind von FLEMMING in seiner ersten Molluskenarbeit (14) so vortrefflich und erschöpfend behandelt und abgebildet, daß ich nach gewissenhafter Nachuntersuchung nichts hinzuzufügen weiß, was die Verhältnisse klarer zu machen imstande wäre. Ich schließe mich in jeder Beziehung an FLEMMING an, auf dessen Auseinandersetzungen in der citierten Abhandlung ich hiermit verweise. Nur eine nebensächliche Beobachtung sei hier angeführt. FLEMMING zeichnet den freien Saum der Pinselzellen als einen geschlossenen, der von den etwas in die Substanz des Köpfchens hineinragenden Sinnesborsten durchbohrt wird. In meinen Präparaten war deutlich zu erkennen, daß der freie Rand kein einheitliches Gebilde ist, sondern aus einer doppelten, durch zarte parallele Stränge verbundenen Knöpfchenreihe besteht. In der äußersten Reihe wurzeln die Borsten; sie setzen sich aber durch die die Knöpfchen der zweiten Reihe verbindenden Stränge in die Substanz der Zelle fort, wie dies FLEMMING ganz richtig beobachtet hat, und sind hier bis tief in den Hals hinein zu verfolgen.

APÁTHY [1]) erwähnt in einem Auszuge, den er von einer größeren Arbeit im Biologischen Centralblatt gegeben [2]), daß der

1) APÁTHY, Studien über die Histologie der Najaden. Biologisches Centralblatt, Bd. 7.

2) APÁTHY's ungarisch geschriebene Hauptarbeit ist mir, da ich die Sprache nicht verstehe, unzugänglich. Die Abbildungen, die derselben beigefügt sind und die stellenweise sehr schematisch aussehen, entziehen sich, da ich den zugehörigen Text nicht lesen kann, meiner Kritik. Ob APÁTHY seine Absicht, die Arbeit ins Deutsche zu über-

spindelig verdickte, kernhaltige Teil der Pinselzellen mit einem tiefer gelegenen keulenförmigen Teile, der mehr oder minder in das subepitheliale Bindegewebe eindringen und einen runden Kern besitzen soll, durch einen feinen Protoplasmafortsatz, der nach dem Kerne des spindelförmigen Teiles sich hinziehe, in Verbindung stehe. „Es sind also beide Teile als besondere Zellen aufzufassen, und zwar der spindelförmige Teil als Epithelzelle und der keulenförmige als die dazugehörige Ganglienzelle, welche durch einen eigentümlichen Entwickelungsvorgang von der Epithelzelle meist eingeschlossen wird oder wenigstens mit ihr verwächst.“ Einen Nervenfaden, an dem die Pinselzelle im Mazerationspräparate pendelt, hat APÁTHY nicht gesehen.

Dazu möchte ich folgende Bemerkungen machen. Wenn APÁTHY das Pendeln der Pinselzellen an ihren zugehörigen Nervenendfäden in seinen Mazerationspräparaten nicht gesehen hat, so ist das seine Schuld; hätte er die FLEMMING'schen Vorschriften bei der Mazeration genau innegehalten, dann hätte ihm eine Thatsache nicht entgehen können, die über allen Zweifel feststeht. Es gehört in der That zu den leichtesten Aufgaben, nach der FLEMMING'schen Anweisung Präparate herzustellen, die stets die von FLEMMING beschriebenen Einzelheiten erkennen lassen. Wenn APÁTHY ferner angiebt, daß der spindelförmige Teil der Pinselzelle mit einem keulenförmigen, als Ganglienzelle zu deutenden Körper durch einen schmalen Protoplasmastreif zusammenhänge, so ist mir diese Angabe unbegreiflich. Mit den APÁTHY'schen Abbildungen der Hauptarbeit kann ich nicht viel anfangen, da ich den zugehörigen Text nicht verstehe. Nach dem Auszuge muß ich annehmen, daß APÁTHY das Köpfchen für die spindelförmige Anschwellung gehalten und hier einen in der That nicht vorhandenen Kern gesehen hat. Die Möglichkeit eines solchen Irrtums ist ja nicht völlig ausgeschlossen, wie aus folgenden Worten FLEMMING's hervorgeht (14, pag. 425): „Ein Kern wird in dem Köpfchen nie, auch nicht auf Essigsäurezusatz sichtbar; nur manchmal zeigt sich um die hineindringenden Füße der Härchen herum etwas körnige Masse, gleich als läge dort um diese her noch irgend ein differenziertes axiales Gebilde.“ Hat APÁTHY diese Verwechselung begangen, dann ist sein keulenförmiger gan-

---

setzen, ausgeführt hat, weiß ich nicht; eine Ankündigung davon habe ich nirgends getroffen. Ich muß mich daher, so mißlich das auch ist, auf den Auszug beschränken.

gliöser Teil die zwiebelförmige, kernhaltige Anschwellung der FLEMMING'schen Pinselzelle. Ist er aber in diesen Irrtum nicht verfallen, dann kann ich nur glauben, daß er entweder eine Drüsenzelle oder eine Schleimzelle, welche mit der Pinselzelle durch irgend einen Zufall verklebt war, für gangliös gehalten hat. Denn so wie APÁTHY die Situation darstellt, ist sie thatsächlich nicht, weder im Mantelrande, noch an irgend einer der vielen Stellen des Körpers, an denen FLEMMING das Vorkommen von Pinselzellen konstatiert hat [1]). Die FLEMMING'sche Darstellung, die ich vollauf bestätigen kann, besteht ungemindert zu Recht, die abweichende von APÁTHY ist nach meinen Untersuchungen ein Irrtum.

Das Studium mikroskopischer Schnitte ergiebt folgende für Unio wie für Anodonta gültige Resultate.

In der Zacke kommen mehrere Reihen kegelförmiger Papillen vor, von denen die äußerste an ihrer Außenseite die Epicuticula trägt. Nach außen von dieser findet sich die Außenfalte, welche um das Doppelte höhere, aber um die Hälfte schmälere Epithelzellen besitzt als die Papillen. Die Zellen sind fast sämtlich pigmentiert; das Pigment, von dunkelbrauner, manchmal goldgelber Farbe findet sich in Form von kleinen, dicht gedrängt stehenden Körnern in der distalen Hälfte der indifferenten Wimperzellen.

Schnitte, welche durch den eigentlichen Rand gemacht sind, zeigen, daß die bei makroskopischer Betrachtung einfach erscheinende Innenfalte in vier Lamellen ausgeht, die von innen nach außen an Größe nicht unbeträchtlich abnehmen, während die äußere Hauptfalte einfach ist. Zwischen letzterer und der äußersten Lamelle der Innenfalte steht die Epicuticula.

Während bei den Arcaceen und Mytilaceen zwei nach ihrer physiologischen Bedeutung fundamental verschiedene sekretorische Apparate im Mantelrande vorkommen, findet sich bei den Unio-

1) APÁTHY sagt l. c.: „Die von FLEMMING als Pinselzellen bezeichneten Tastzellen fand ich fast auf der ganzen Körperoberfläche, also auch auf der inneren Seite des Mantels.“ Wenn APÁTHY damit ausdrücken will — und der Wortsinn zwingt zu dieser Annahme — daß er zuerst das Vorkommen von Pinselzellen auch außerhalb des Mantelrandes beobachtet hat, so ist das ein Irrtum. FLEMMING gebührt das Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß an allen Stellen des Acephalenkörpers, wo eine Tastempfindung möglich ist, also auch an der Innenfläche des Mantels, Pinselzellen sich finden (cfr. 14, pag. 426, vorletztes Alinea).

naceen nur einer der beiden Apparate, der Mucin bereitende, während der ein giftiges Sekret liefernde fehlt.

In der Mantelzacke und zwar in den Papillen kommt Mucin unter dem Bilde amorpher Massen nur hie und da sehr spärlich vor und beschränkt sich auf die beiden oder höchstens drei inneren Papillenreihen.

Proximalwärts der Papillenregion dagegen beherrscht der Schleim völlig das mikroskopische Bild (Fig. 30). Er erfüllt drei Viertel des Dickendurchmessers und läßt nur das äußere, der Schaleninnenfläche benachbarte Viertel frei. Er erscheint, wie in den Papillen, als eine amorphe Masse, die aus einzelnen Körnchen bezw. Tröpfchen besteht, die dicht aneinander gelagert sind (Fig. 30 *sm*). Bindegewebs- und Muskelzüge (Fig. 30 ***lmm*** u. ***qmm***) durchsetzen die Schleimmassen, welche im Paraffinpräparate sehr brüchig werden; sie zeigen die eigentümliche Erscheinung, daß sie nach Fixierung in Sublimat beim Schneiden mit dem Mikrotommesser knirschen, wie schlecht entkalkter Knochen. In Bismarckbraun färben sich die Sekretmassen intensiv dunkelbraun (Fig. 30 *sm*), in Orange G-Hämatoxylin veilchenblau, bieten also echte Mucinreaktionen dar. Der Austritt der Mucinmassen an die freie Fläche geschieht durch Intervention von Becherzellen (Fig. 30 *be*), die an der Innenseite in großer Zahl sich vorfinden. Auch in der Außenfläche sind Becherzellen vorhanden, doch nur bis zu der Stelle, an der die Falte in den eigentlichen Rand übergeht; von da ab fehlen sie.

Die gleichen Verhältnisse hinsichtlich der Mucinmassen finden sich in Schnitten, die dem eigentlichen Rande entnommen sind. Nur in den vordersten Partieen derselben, in der Nähe des vorderen Schließmuskels zeigt sich die Situation insofern verändert, als hier der Schleim an Drüsen gebunden ist (Fig. 31 *dr*), die als vielzellige Gebilde erscheinen und durch Becherzellen (Fig. 31 *be*) nach außen münden. Sie besitzen dieselben Farbenreaktionen wie die amorphen Schleimmassen.

Die Muskulatur im Mantelrande von Unio und Anodonta erscheint als Quer- und Längsmuskulatur. Bei den Längsmuskeln kann man zwei Hauptbündel unterscheiden, von denen das eine, das schwächere, an der Außenseite dahinzieht, während das innere, das stärkere, sich in zwei sekundäre Bündel von gleicher Mächtigkeit teilt, von denen das eine mehr in der Mitte des Randes, das andere mehr nach innen unter dem Epithel verläuft. Alle drei *Bündel,* das äußere und die beiden inneren, verlieren sich dann in

den Papillen bezw. Falten. Sie gehen hier direkt in das subepitheliale Gewebe und bewirken bei der Konservierung durch ihre Kontraktion, daß die Oberfläche wellig, das Epithel zu Zotten gruppiert erscheint. Die Quermuskulatur findet sich am massigsten in der nach innen von der Medianlinie gelegenen Partie (Fig. 30 *qmm*) des Randes; spärlicher kommen ihre Bündel nach außen von derselben vor. Durch ihre Verflechtung mit den Längsmuskeln entsteht ein ungemein reich verzweigtes, das Gewebe nach allen Richtungen durchkreuzendes Muskelnetz, das die hohe Kontraktilität des Randes und der Papillen bedingt.

Die Bindesubstanz, soweit sie dem Rande bez. der Zacke angehört, zeigt außer jener massenhaften Schleiminfiltration, durch welche ihre Maschen stark ausgedehnt werden, zahlreiche sich verflechtende, kernführende Fibrillen, die ein sehr engmaschiges Netz bilden. FLEMMING'sche Schleimzellen kommen erst im eigentlichen Mantel vor.

In meiner ersten Abhandlung über den Mantelrand der Acephalen habe ich (auf Seite 58 und 59 des Separatabdruckes) mich gegen eine Auffassung gewandt, die von FLEMMING (15) in seiner zweiten Arbeit über Mollusken hinsichtlich der Schleimsekretion aufgestellt wurde. FLEMMING sagt nämlich (pag. 464—466 l. c.), daß es die Schleimdrüsenzelle in den Maschen der Bindesubstanz sei, welche den massenhaft vorkommenden Schleim absondere. Auch jetzt noch muß ich die allgemeine Gültigkeit dieser Auffassung bestreiten; bei den Ostreaceen, bei Arca Noae, barbata, tetragona, lactea, Nucula nucleus, Mytilus edulis, Lithodomus dactylus und Pinna nobilis findet sich keine Thatsache, welche zu der FLEMMING'schen Anschauung berechtigte. Anders dagegen bei Arca diluvii, Pectunculus glycimeris, Modiola barbata und den Unionaceen. Hier wird in der That in reichlicher Menge ein Sekret durch die Zellen der Bindesubstanz gebildet; denn die infiltrierten Massen sind eben nichts weiter als Zellenprodukte, und durch die Lage der Zellen in den Maschen des Bindegewebes entsteht jene Infiltration. Ob bei der Massenproduktion von Sekret die sezernierende Zelle zu Grunde geht oder nicht, und woher eventuell, wenn ersteres der Fall sein sollte, das Ersatzmaterial kommt, darüber geben meine Präparate leider gar keinen Aufschluß und ich kann daher über diese für die Theorie des Sekretionsprozesses so überaus wichtige Frage nicht einmal eine Vermutung aufstellen.

Daß bei den Unionaceen die Sekretmassen im Bindegewebe eine ganz andere physiologische Bedeutung besitzen als diejenigen, welche sich bei Arca diluvii, Pectunculus glycimeris und Modiola barbata finden, daß sie bei jenen Mucinmassen, bei diesen ein chemisch davon offenbar differenter Körper sind, das ist bei der Betrachtung des Prozesses als solchen von nebensächlicher Bedeutung. Immerhin aber ist es nicht ohne Interesse, daß bei verschiedenen Ordnungen derselben Klasse Elemente von gleicher histiologischer Beschaffenheit, die demselben Gewebe angehören, fundamental verschiedene Produkte liefern können.

Das Auftreten amorpher Sekretmassen in der Bindesubstanz deutet augenscheinlich auf einen gewissen Grad von Degeneration im betreffenden Organismus hin. Arca diluvii (auf die paradoxe Stellung von Pectunculus habe ich schon früher hingewiesen) zeigt im Vergleich zu den übrigen Arcaceen schon durch den Mangel der Augen, daß ihre Organisation in gewissem Maße Rückbildungen erfahren hat. Ebenso zeigt Modiola barbata, bei der die Mantelzacke lange nicht die Ausbildung besitzt, wie z. B. bei Mytilus, wenigstens hierin einen leichten Rückschritt gegenüber den anderen Mytilaceen. Der Organismus der Unionaceen zeigt, wie der aller Mollusken des süßen Wassers und der des Landes überhaupt, im hohen Grade abgeänderte Verhältnisse im Vergleich zu den übrigen Acephalen.

Je jünger ferner die Spezies in der phylogenetischen Reihe ist, desto mehr treten die sekretorischen Apparate in den Vordergrund, während die sensorischen an Ausbildung abnehmen und ganz schwinden. Das zeigt sich namentlich, wenn man die Arcaceen und Pectiniden mit den Mytilaceen vergleicht. Es ist das eine Erscheinung von, wie ich glaube, größter allgemein-biologischer Bedeutung, auf die ich hier nur hindeuten wollte; nach Besprechung der Siphoniaten werde ich ausführlicher auf dieselbe einzugehen haben.

Erklärung der Abbildungen.

In allen Figuren bedeutet: *i* innere-, *e* äußere Seite; *pr* proximale-, *di* distale Fläche.

Fig. 1—14. Arcacea.

Fig. 1. Schematischer Längsschnitt durch die Mantelzacke von Arca barbata. Vergr. 14. *if* innere, *mf* mittlere, *af* äußere Falte; *a* Auge; *cu* Epicuticula.

Fig. 2. Epithel an der Außenseite der Mittelfalte von Arca barbata. Camera Zeiß; Vergr. 325.

Fig. 3. Epithel der Außenfläche des Randes von Arca tetragona. Camera Zeiß; Vergr. 325.

Fig. 4. Außenfläche des Mantelrandes, dicht unter der Falte, von Arca Noae. Camera Zeiß; Vergr. 315; Bismarckbraunpräparat; *dr* Drüsen.

Fig. 5. Innenfläche des Mantelrandes von Arca Noae. Camera Zeiß; Vergr. 325; Bismarckbraunpräparat; *dr* Giftdrüsen; dr_1 Mucindrüsen; *be* Becherzellen; *pi* Pigment.

Fig. 6. Schnitt (quer zur Achse des Tieres) durch den Mantelrand von Arca diluvii. Camera Zeiß; Vergr. 325; Bismarckbraunpräparat; *dr* Mucindrüsen; *sm* Sekretmassen; *b* Bindegewebsstränge; *n* Nerv.

Fig. 7. Innenfläche des Randes von Pectunculus glycimeris. Vergr. 325; Eosin-Hämatoxylin-Präparat: *a* Ausführungsgänge; *sm* Sekretmassen bez. Drüsen; *mm* Muskeln. Gezeichnet von Lesshafft.

Fig. 8. Außenfalte des Randes von Pectunculus glycimeris. Camera Zeiß; Vergr. 325; *cu* Epicuticula; *pi* Pigmentzellen; *dr* Drüsen.

Fig. 9. Mantelrand von Arca tetragona. Camera Zeiß; Vergr. 325; *a* Auge; *dr* Drüsen; *pi* Pigment; *cu* Epicuticula.

Fig. 10. Längsschnitt durch das Auge von Arca barbata; entfärbt. Entworfen mit der Camera Zeiß bei 2 F; Detail bei Apochromat Ocular 8 homogene Immersion; leicht schematisch gehalten; *sz* Sehzellen mit Kern; *k* Centralkegel; *pz* Pigmentzellen; *fz* Füllzellen.

Fig. 11. Querschnitt durch das Auge von Arca Noae im distalen Drittel. Camera Zeiß; Vergr. 325; man sieht in den meisten Sehzellen den Kern.

Fig. 12. Querschnitt durch das Auge von Arca Noae in der Nähe seines proximalen Endes. Entworfen mit der Camera Zeiß bei 2 F; Detail bei Apochromat Ocular 8 homogene Immersion; man sieht die proximalen Enden der Sehzellen in den Pigmentmassen.

Fig. 13. Invagination von Arca Noae. Camera Zeiß; Vergr. 585; *iv* die Füllmasse in der Pigment haltigen Invagination.

Fig. 14. Invagination von Arca barbata; entfärbt. Entworfen mit Camera Zeiß bei 2 F; Detail Apochromat Ocular 8 homogene Immersion; *dr* Drüsen, *cu* Epicuticula; *iv* Füllmasse der Invagination, den entfärbten Zellen ziemlich dicht aufliegend.

Fig. 15—29. Mytilacea.

Fig. 15. Mantelrand von Lithodomus dactylus. Vergr. 790; a. Stück von einem lebenden Tiere in Seewasser untersucht; b. nach Mazeration isolierte Pinselzelle.

Fig. 16. Schematischer Längsschnitt a. durch die Mantelzacke; b. durch den Mantelrand von Mytilus edulis. Vergr. 14; *if* innere, *af* äußere Falte; *il* Innen-, *ml* Mittel-, *al* Außenlamelle; *cu* Epicuticula; *k* keilförmiger Vorsprung; *p* Papille; dr_1 Region der Giftdrüsen; dr_2 Region der Mucindrüsen; *be* Region der Becherzellen.

Fig. 17. Außenlamelle von Mytilus edulis. Camera Zeiß; Vergr. 100; pi_1 inneres, pi_2 äußeres Pigmentepithel; *a* Blutgefäß.

Fig. 18. Innenlamelle (*il*) und Mittellamelle (*ml*) von Mytilus edulis. Camera Zeiß; Vergr. 115; *dr* Drüsen, deren Mündungen der Deutlichkeit wegen dunkler gehalten sind, als es dem natürlichen Aussehen entspricht; *pi* Pigment; *cu* Epicuticula.

Fig. 19. Mantelzacke von Mytilus edulis. Vergr. 115; Orange G-Hämatoxylin-Präparat; *a* Ausführungsgänge; gezeichnet von Lesshafft.

Fig. 20. Schematischer Längsschnitt durch den Mantelrand von Modiola barbata. Vergr. 14; *if* Innen-, *mf* Mittel-, *af* Außenfalte; *as* Anschwellung.

Fig. 21. Schnitt durch Innen- und Mittelfalte von Modiola barbata. Camera Zeiß; Vergr. 325; *dr* Drüsen; *sm* Sekretmassen; *cu* Epicuticula; *mm* Muskeln; nach einem Präparate, das nach der Heidenhain'schen Methode mit Hämatoxylin behandelt war.

Fig. 22. Außenfalte von Modiola barbata. Camera Zeiß; Vergr. 115; *dr* Drüsen; *be* Becherzellen; *pi* Pigment; *mm* Muskeln der Falte.

Fig. 23. Außenfalte der Zacke von Lithodomus dactylus. Camera Zeiß; Vergr. 325; *il* Innen-, *ml* Mittel-, *al* Außenlamelle; *cu* Epicuticula; *be* Becherzellen; *mm* Muskeln; nach einem Präparate, das nach der Heidenhain'schen Methode mit Hämatoxylin behandelt war.

Fig. 24. Stück der Innenfalte der Zacke von Lithodomus dactylus. Camera Zeiß; Vergr. 115; nach einem Eosin-Hämatoxylin-Präparate; *dr* Drüsen; *lmm* Längsmuskeln.

Fig. 25. Schematischer Schnitt durch den Mantelrand von Lithodomus dactylus. Vergr. 14; *t* Thal; f_1 innere, f_2 äußere Grenzfalte desselben; *cu* Epicuticula; *af* Außenfalte.

Fig. 26. Innenfläche des Mantelrandes von Lithodomus dactylus. Camera Zeiß; Vergr. 325; *dra* Drüsenausführungsgänge; nach einem Bismarckbraun-Präparate.

Fig. 27. Epithel der äußeren Randpartie von Lithodomus dactylus. Camera Zeiß; Vergr. 115.

Fig. 28. Längsschnitt durch den Mantelrand von Pinna nobilis. Camera Zeiß; Vergr. 325; *if* Innen-, *mf* Mittel-, *af* Außenfalte; *k* knopfförmige Anschwellung; *be* Becherzellen; *n* Nerv; *a* Blutgefäße; *mm* Muskeln; nach einem Orange G-Hämatoxylin-Präparate.

Fig. 29. Schematischer Schnitt durch den Mantelrand von Pinna nobilis. Vergr. 118; der Verlauf des Nerven *n* und sein Einstrahlen in die knopfförmige Anschwellung *k* sind genau wiedergegeben.

Fig. 30 und 31. Unionacea.

Fig. 30. Schnitt durch den Mantelrand von Unio pictorum. Camera Zeiß; Vergr. 115; *sm* Sekretmassen; *be* Becherzellen; *lmm* Längs-, *qmm* Quermuskeln; nach einem Bismarckbraun-Präparate.

Fig. 31. Schnitt durch die vorderste Partie des Mantelrandes (cfr. Text) von Anodonta anatina. Camera Zeiß; Vergr. 325; *dr* Drüsen; *be* Becherzellen; nach einem Bismarckbraun-Präparate.

Die Ohrmuskeln des Krokodiles,

nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes.

Von

Privatdocent Dr. G. **Killian.**

(Aus dem anatomischen Institute Freiburg i. Br.)

Hierzu Tafel XXV.

Bei meinen Untersuchungen über das Gehörorgan der Krokodile fand ich drei Muskeln, von denen zwei die Hebung und Senkung der Ohrklappe, einer die Spannung des Trommelfelles besorgt. Eine Umschau in der Litteratur führte zu folgenden Ergebnissen.

A. Ohrklappenmuskulatur.

Blainville beschreibt in seinen Principes d' anatomie compar. 1822, pg. 542 die Ohrklappen, wie folgt: „Cet opercule ne contient pas de pièce osseuse dans son épaisseur; c'est un prolongement du derme dans lequel il m' a semblé apercevoir des fibres musculaires qui de son bord adhérent à l' os se portent au bord libre“[1]).

Stannius bemerkt (Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, p. 203) in dieser Hinsicht: „Eine das Trommelfell bedeckende muskulöse doppelte Klappe erscheint als erste Andeutung eines äußeren Ohres“, und in seiner Zootomie (II. Buch,

1) Der gesperrte Druck in diesen und den folgenden Citaten findet sich nicht in den Originalen.

pg. 104) sagt er: „In den hinteren Teil der oberen Hautfalte" (d. h. der eigentlichen Ohrklappe) „tritt ein vom Os mastoideum ausgehender Muskel". Zur Erklärung sei hinzugefügt, daß STANNIUS unter dem Os mastoid. einen Knochen versteht, der bei den Schildkröten dem Occipitale laterale nach außen angeschlossen, bei den Krokodilen dagegen mit demselben verschmolzen ist (vergl. Zootomie, pg. 56, II).

Bei HUXLEY (Handbuch d. Anat. d. Wirbeltiere, deutsch von RATZEL, 1873) heißt es nur (pg. 211): „Das Paukenfell liegt offen, aber eine Hautklappe (Ohrenlid) befindet sich über ihm und kann über es herabgezogen werden."

HASSE (Anatomische Studien, Leipzig 1872, pg. 681) beschreibt eine obere und eine untere Ohrenklappe und bemerkt bezüglich der ersteren: „Den Muskel, der diese Falte erheben soll, habe ich nicht genauer untersucht."

B. Der Spanner des Trommelfelles.

Über diesen Muskel ist die Litteratur etwas umfangreicher, wenn man alle Angaben, welche über einen Paukenhöhlenmuskel des Krokodiles gemacht worden sind, berücksichtigt.

Der erste, welcher die Existenz eines solchen behauptete, war CUVIER (Recherches sur les ossemens fossiles, 2. Auflage 1824)[1]: „De la paroi postérieure de la caisse part un filet musculaire qui s'attache au manche de l'os (i. e. die Columella) vers le tiers de sa longueur, et un redoublement de la tunique interne du tympan forme un ligament triangulaire qui s' étend jusqu' au même point, et contribue ainsi à fixer ce manche à sa partie recourbée et tympanique."

STANNIUS (Zootomie, II, pg. 164, Berlin 1854) citiert diese Stelle, ohne etwas hinzuzufügen, nur läßt er den Muskel sich an der Mitte der Columella befestigen.

Eine wesentlich verschiedene Beschreibung liefert PETERS (Über die Gehörknöchelchen und den MECKEL'schen Knorpel bei den Krokodilen. Monatsber. d. Königl. Pr. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, aus d. J. 1868, pg. 592): „Der breiteste Teil dieser Knorpelplatte" (von HUXLEY später Extrastapediale genannt = morphologisch gleichbedeutend mit der „dreieckigen Falte" von

1) Die erste enthält nichts davon. In der 4. steht der Passus 9. Band, pg. 177.

CUVIER) „ist senkrecht gegen das Trommelfell gerichtet und bildet an dem vorderen Ende seines konvexen äußeren Randes eine kleine Platte, welche in der Mitte des Trommelfelles liegt, dieses hier, wie man auch bei ausgewachsenen Tieren sieht, ein wenig hervordrängt und einer von dem hinteren Rande der Tommmelhöhle kommenden, fadenförmigen Muskelsehne zum Ansatze dient." Von CUVIER's Angaben ist nirgends die Rede.

Im Jahre 1869 erwähnt HUXLEY (On the Representatives of the Malleus and the Incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proceedings of the Zoological Society of London, pg. 391) eines neuen Muskels, von dem er auch eine klare Abbildung giebt (Fig. 1), mit folgenden Worten: „Muscular fibres, which represent the stapedius muscle (*Stp*), proceed from this cartilaginous margin" (sc. of the tympanum [1]), or the corresponding bones, to the margin and outer face of the cartilage called „malleus" by Prof. PETERS, but which I schall term the „suprastapedial" cartilage (*S. St*)". Des besseren Verständnisses wegen gebe ich die HUXLEY'sche Figur wieder (Fig. 1). Eine fadenförmige Muskelsehne, welche nach PETERS von dem hinteren Trommelhöhlenrande kommen sollte, erklärt HUXLEY ausdrücklich, nicht gesehen zu haben.

Die HUXLEY'sche Darstellung blieb nicht ohne Erwiderung von seiten PETERS'. Dieser erklärte den Musc. stapedius HUXL. für einen neuen, von seinem „Muscul. malleus" ganz verschiedenen. (Über den Ductus pneumaticus des Unterkiefers bei den Krokodilen. Monatsb. d. Kgl. Pr. Akad. d. Wissensch. aus d. J. 1870, pg. 18).

In den „Anatomischen Studien" von HASSE (Das Gehörorgan der Krokodile, pg. 679) finde ich folgende hierhergehörige Bemerkung: „Ob diese Falten" (er meint die an der Innenseite des Trommelfells gelegenen, welche nach Resorption der in Figur 1 abgebildeten Knorpel übrig bleiben) „irgend welche Muskelfasern einschließen, vermag ich nicht zu sagen. CUVIER hat solche in der hinteren Falte entspringend angenommen. Ich habe einigen Grund, daran zu zweifeln."

1) Diese Bezeichnung rührt von PETERS her. HUXLEY versteht darunter „eine rückwärtige Verlängerung des Knorpels der periotischen Region", die er „Parotic Process" nennt. Beim erwachsenen Tier soll sie in einen schlanken, eigentümlich gekrümmten Fortsatz des Prooticum und zum Teil in einen Fortsatz des Exoccipitale verwandelt sein.

Retzius giebt in seinem Prachtwerke: Das Gehörorgan der Wirbeltiere, II. Band, nur eine kurze Beschreibung des Mittelrohres eines Alligator mississip. Gray von $1^{1}/_{2}$—2 Fuß Länge und sagt dabei (pg. 122): „Die Columella läuft sonst frei durch die Paukenhöhle. Ich konnte keinen an ihr sich anheftenden Muskel finden."

Die Abhandlungen von van Beneden (Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx, Archives de Biologie, Vol. III, 1882) und Parker (On the Structure and Development of the Skull in the Crocodilia, Transact. of the Zoological Society, Vol. XI, Part IX, 1883) schweigen ganz über den vorliegenden Gegenstand.

Der einzige, welcher sich darüber äußert, ist Hans Gadow (On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homologies of the auditory ossicles. Philos. Transact. of the Royal Society of London, Vol. 179, 1888, pg. 451): „To the anterior or most lateral (Huxley's extrastapedial), not to the „suprastapedial" process, is attached the tendon of a tiny muscle, which arises from the anterior (?) cartilaginous brim of the tympanic cavity; it is a m. tensor tympani" (pg. 463). Diese Beschreibung stimmt weder mit der von Peters überein noch mit der von Huxley.

Bei solchem Stand unserer Kenntnisse über die Ohrmuskeln des Krokodiles muß man die Existenz derselbeu für höchst fraglich halten. Eine genauere Prüfung der Sache erschien mir daher wünschenswert.

Das Material, welches mir Prof. Dr. Wiedersheim gütigst zur Verfügung gestellt hatte, bestand aus zwei Exemplaren von Crocod. niloticus (38 cm lang, Kopf 7 cm), einem Alligator mississipens. (Kopflänge 10,5 cm) und einigen Embryonen von Croc. biporcatus. Bei der makroskopischen Untersuchung konnte ich mich zwar von der Existenz dreier Muskeln im Bereiche des Gehörorganes überzeugen, gelangte jedoch bei der Kleinheit der Verhältnisse zu keiner völligen Klarheit über Ursprünge, Ansätze, Innervation, Funktion. Erst als ich durch die liebenswürdige Vermittelung des Herrn Dr. Bolau, Direktor des Zoologischen Gartens in Hamburg, von Herrn C. Hagenbeck einen gerade verendeten Crocod. acutus von 145 cm Länge (Kopf 25,5 cm) erhalten hatte, war es mir leicht, ein definitives Urteil zu gewinnen.

Die Ohrenklappe des Krokodiles setzt sich am ganzen Außenrande des Squamosum von unten her an. Während dieser Knochen fast das ganze, zur Horizontalebene stark geneigte Trommelfell überdacht, breitet sich die Klappe hinten, unten und vorn weit über die Grenzen der Membran aus und ist der Unterlage so exakt angepaßt, daß sie bequem einen hermetischen Verschluß herstellen kann. Die Muskeln, welche diesen Verschluß zeitweise aufheben oder wieder herstellen, liegen beide im Bereiche des Squamosum. Man gelangt am besten zu ihnen, wenn man den mittleren Abschnitt desselben mit dem Meisel wegnimmt. Nach Entfernung einer Schicht lockeren Gewebes bietet sich dann ein Anblick, wie ihn Figur 2 gewährt.

Der Ansatzlinie der Ohrklappe (*I. v. au.*) zunächst sieht man einen kurzen, dicken Muskelbauch, dessen Fasern von hinten innen divergent nach vorn außen verlaufen. Die Konvexität desselben schmiegt sich dem Schuppenbein eng an und paßt genau in die Höhlung, welche dieser Knochen bildet, indem er sich hinter dem Trommelfell nach abwärts biegt und zum Teil mit dem Quadratum die hintere Wand des äußeren Gehörorganes bildet. Der 13 mm lange Ansatz des Muskels liegt etwas nach innen von der Insertionslinie der Valvula auric. (*I. v. au.*) und erstreckt sich nur auf deren hinteren Teil. Dringt man bis zu seinem Ursprunge vor, indem man ihn vom Squamosum abzieht, so sieht man, wie er sich rasch vergnügt und an dem Perioste des letzterem, dicht bei der erwähnten Nahtverbindung mit dem Quadratum, entspringt. Er ist ein Keil von „Komma“-förmiger Krümmung, wie man sich leicht überzeugt, wenn man ihn bei emporgezogener Ohrklappe von unten freipräpariert. Eine durch ihn gelegte Ebene würde von vorn oben innen nach hinten unten außen verlaufen. Sonach haben alle Faserbündel einen bogenförmigen nach außen (und etwas nach vorn) konkaven Verlauf. Die vorderen sind die längsten; sie messen circa 11 mm.

Was wird nun eine Kontraktion des Muskels zur Folge haben, eine Hebung oder eine Senkung der Klappe? Beide Bewegungen müssen um eine durch den Rand des Schuppenbeines verlaufende Achse stattfinden. Unser Muskel hat seinen Angriffspunkt an der derbfaserigen Stützmembran der Klappe, und zwar etwas nach innen von der Achse (Fig. 2), dabei wirkt er von unten. Er wird also bei seiner Verkürzung den nach innen von der Drehachse gelegenen schmalen Klappenstreifen nach unten, die ganze nach außen gelegene Valvula auricularis aber nach dem Hebelgesetz

nach oben bewegen, das heißt, er ist ein Heber, ein Levator auriculae. Über den Grad der Hebung kann ich natürlich nichts aussagen; doch glaube ich kaum, daß dieselbe bei der Dicke und Steifheit der Ohrklappe mehr als 2—3 mm beträgt.

Der zweite Muskel, welcher auf die oben angegebene Weise freigelegt wird, liegt nach innen von dem Levator und etwas höher als dieser (Fig. 2 *D. au*). Er ist dünn, membranartig und endet in ein Sehnenblatt, welches der Unterfläche des Squamosum d. i. dem Dache des äußeren Gehörganges entlang zieht und sich direkt in die Stützmembran der Ohrklappe fortsetzt. Zum Ursprung dient ihm nicht das Squamosum, wie es auf den ersten Blick den Anschein hat, sondern ein Fortsatz des Occipitale laterale (vermutlich der Parotic Process von HUXLEY), der sich hinten oben dicht an das Squamosum anschmiegt (Fig. 2 *Pr. exo.*). Um diese Situation recht zu verstehen, muß man sich die Verhältnisse am mazerierten Schädel ansehen. Die Breite des Muskels beträgt an seinem Ursprung 4 mm, an seinem Übergang in das Sehnenblatt (*T. d. au.*) 6 mm; er zeigt also eine mäßige Divergenz seiner Faserbündel. Dabei ist er, am inneren Rande gemessen, 4,5, am äußeren 6,5 mm lang. Aus Fig. 2 ersieht man, daß er nicht in einer Horizontalebene liegt, sondern sich nach außen abdacht. Mit der Ohrklappe bildet sein Sehnenblatt einen stumpfen (nach unten offenen Winkel. Es ist daher klar, daß er bei seiner Kontraktion die erhobene Klappe herabzieht und einen energischeren Schluß der schon gesenkten bewirkt. Er zieht vorzugsweise an ihrer vorderen Hälfte. Da aber seine Sehnenmembran sich auch hinten, unter dem Levator weg, auf die Klappenunterfläche ausdehnt, so dient eigentlich diese ganze Fläche dem Muskel zum Angriff. Gemäß seiner Funktion soll er Depressor auriculae genannt werden.

Vergleicht man meine Befunde mit denen von STANNIUS, so bleibt zweifelhaft, welchen der beiden Muskeln dieser Autor gesehen haben kann; der Levator liegt zwar im hinteren Teil der Ohrklappe, ist aber weit entfernt vom äußeren Abschnitte des Occipit. laterale, der Depressor dagegen entspringt an dem letzteren, liegt aber nicht in der Ohrklappe.

Nach Durchtrennung des Musc. depressor findet man sofort einen dritten Muskel (Fig. 2 *St. p. a.*). Um ihn bequem studieren zu können, wählt man besser einen anderen Präparationsmodus. Denn da er am Dache der Paukenhöhle liegt, nur von Weichteilen bedeckt, so ist er von innen her nach Entfernung des Labyrinthes

und sämtlicher Knochen und Weichgebilde bis zur Membrana tympani und dem Canalis ossis quadrati sehr leicht freizulegen. Man hat nur die Paukenhöhlenschleimhaut, den Ramus recurrens trigemini ad facialem, den Nervus facialis, die Arteria temporalis und dicke Vena jugularis externa zu entfernen und hinten den obengenannten Kanal aufzumeiseln. Ich habe in Figur 3 versucht, die etwas komplizierten Verhältnisse, welche man nach dieser Präparation vorfindet, bei Anwendung einer mäßigen Vergrößerung bildlich darzustellen. Bei der Aufnahme der Figur war dem Trommelfell eine vertikale Lage gegeben worden; in Wirklichkeit ist es ja zur Horizontalebene stark geneigt, was ich bei meinen folgenden Angaben über Richtungen zu berücksichtigen bitte.

Nach hinten oben vom Trommelfell sehen wir einen Muskel, der aus drei Portionen besteht. Die vorderste entspringt am Squamosum, ist 3 mm breit, $5^1/_2$ mm lang und verläuft von innen oben transversal nach unten außen (*St. p. a.*) Die mittlere kommt von demselben Processus exoccipitalis, der auch dem Depressor zum Ursprung dient (*Pr. e. o.*), und hat einen ähnlichen Faserverlauf wie die vorige, nur schlägt sie anstatt der transversalen eine schräge Richtung von hinten innen nach vorn außen ein, dabei schiebt sie sich teilweise über der Portio anterior her (Fig. 3 *St. p. m.*). Ihre Länge beträgt ebenso wie ihre Breite ungefähr $3^1/_2$ mm. Die hinterste und unterste Portion (*St. p. i.*) ist die schmälste, $1^1/_2$—2 mm breit, bei einer Länge von $5^1/_2$ mm, und nähert sich am meisten einer horizontalen Richtung. Sie liegt zum Teil im Canalis ossis quadrati (vergl. Fig. 7) und entspringt von dessen hinterer Wand, welche vom Occipitale laterale gebildet wird. Über den im Kanale enthaltenen Gefäßen und Nerven zieht sie im Bogen weg und wendet sich nach vorn außen, um sich an die Portio media anzuschließen.

Alle drei Bäuche setzen sich nebeneinander an den beweglichen Limbus des Trommelfelles, entsprechend dem hinteren oberen Quadranten dieser Membran, an. Gerade hier ist der Limbus zwischen zwei kleinen Fortsätzen des Quadratum ausgespannt, während er sonst überall dem Knochen dicht aufliegt. Er besteht bei anderen Krokodilarten meist aus derbem Bindegewebe; bei dem Croc. acut. dagegen hat er in seinem mittleren Abschnitt Knorpelkonsistenz. Die Breite der Insertion des dreigliedrigen Muskels beträgt $6^1/_2$ mm, während die seines Ursprungs 11 mm mißt. Vordere und mittlere Portion liegen mit dem Trommelfell in einer Ebene, die untere weicht etwas nach innen von derselben ab.

Der Muskel gelangt in Beziehungen zur Columella durch die Vermittelung zweier Schleimhautfalten. Die eine entspringt an der Stelle, wo der innere knöcherne Columellaabschnitt (Mediostapediale nach PARKER) in den äußeren knorpeligen übergeht (*Col. c.*), spannt sich brückenförmig zum Trommelfelllimbus (*L. m. t.*) hinüber und setzt sich vis à vis der Portio anterior an diesem an; sie soll Suprastapedialfalte (*S. st.*) genannt werden. Die andere ist größer, dreieckig, geht von dem ganzen knorpeligen Columellaschaft (*Col. c.*) aus, verbindet sich mit dem Trommelfell, auf dem sie senkrecht steht (*E. st.*), und endet hinten, allmählich schmäler werdend und sich bogenförmig nach unten umbiegend (*I. st.*) ebenfalls am Limbus gegenüber dem Ansatze der Portio inferior und dem Kopfe der Cartilago stylohyoidea, nach HUXLEY's Bezeichnung (*St. hy.*), dem Ceratohyale von PARKER. Diese zweite Falte soll Plica extrastapedialis (*E. st.*), ihr hinteres Ende Plica infrastapedialis (*I. st.*) heißen.

Bei Embryonen und jungen Tieren findet man an Stelle der Falten analog geformte Knorpel. Die Beziehung zwischen beiden ist klar; wenn die mit Paukenhöhlenschleimhaut überzogenen Knorpel resorbiert sind[1]), bleiben die Plicae zurück. Es hat dies bisher niemand direkt betont, vielmehr behaupteten die einen, wie CUVIER, HASSE, nur Falten, die anderen, wie HUXLEY, RETZIUS, nur Knorpel gesehen zu haben. Meine Bezeichnungen sind entsprechend denen für die bezüglichen Gehörknorpelchen gewählt, wobei ich bemerken muß, daß die Namen Supra- und Extrastapediale von HUXLEY, Infrastapediale von PARKER herstammen.

Was nun die Funktion des soeben beschriebenen Muskels angeht, so ergiebt sich aus seinem Verhältnis zum Trommelfell klar, daß er zur Regelung der Spannungszustände desselben bestimmt ist. Faßt man seine einzelnen Portionen mit der Pincette und zieht daran, so bewegt sich der Limbus des Paukenfelles, und dieses selbst wird in der Zugrichtung gespannt. Jeder der drei Bäuche, ja sogar jede einzelne Fasergruppe hat ihre eigene Spannungsrichtung. Da ihr Angriffsgebiet auf einen ganzen Quadranten sich ausdehnt, so können sie bei gemeinsamer Aktion dem

1) Der vordere Rand der Cartilago extrastapedialis wird nicht resorbiert, sondern bleibt zeitlebens als knorpeliger (äußerer) Columellaabschnitt (*Col. c.* Fig. 3) bei allen Krokodilen bestehen.

ganzen Trommelfell einen bedeutenden Spannungsgrad verleihen. Eine isolierte oder kombinierte Kontraktion der drei Bäuche ist deswegen wahrscheinlich, weil sich sonst der Muskel nicht in drei Portionen differenziert hätte. Ein ähnlicher, direkt am Trommelfell angreifender und so mächtig entwickelter Muskelapparat ist meines Wissers bei keinem Vertebraten bekannt. Die verhältnismäßig großen Dimensionen der Membran beim Krokodil machen ihn offenbar nötig. Die vorzügliche Hörfähigkeit dieses Tieres mag nicht zum geringsten Teil auf der vorliegenden Einrichtung beruhen.

Nicht unwichtig für die Wirkung des Muskels ist die Nachbarschaft, welche zwischen seiner Portio anterior und der Suprastapedialfalte, sowie zwischen seiner Portio inferior und der Infrastapedialfalte besteht. Denn es ist klar, daß die Kontraktion der erwähnten Portionen indirekt die bezüglichen Falten spannen muß. Dadurch wird in dritter Linie von der Plica suprastapedialis ein Zug auf die Columella, von der vereinigten Plica infra- und extrastapedialis ein ebensolcher auf die Columella sowohl als auf das Trommelfell (mit dem die Falte verwachsen ist) ausgeübt. Für die Columella resultiert aus dem Zuge beider Falten, nach dem Parallelogramm der Kräfte, eine Bewegung nach hinten, oben und innen. Da sie in dieser Richtung mit der Ebene des Trommelfelles einen spitzen Winkel bildet, so muß dasselbe bei der angegebenen Bewegung durch das äußere Columella-Ende nach außen vorgebuchtet werden, respektive eine Vermehrung seiner im Ruhezustande schon vorhandenen Vorbuchtung erfahren. Zuguterletzt wird dadurch wieder seine Spannung erhöht werden, ähnlich wie bei einem rings befestigten Zelttuche, wenn man unter dessen Mitte eine genügend lange Stange aufstellt.

Vergleicht man meinen Paukenhöhlenmuskel mit dem von Huxley zwar sehr karg beschriebenen, aber durch seine Illustration genügend charakterisierten Musculus stapedius, so erkennt man unschwer die Identität beider. Ein Unterschied besteht nur insofern, als bei seinem jungen Crocodilus biporcatus anstatt der von mir oben beschriebenen Falten die erwähnten Gehörknorpel noch vollständig vorhanden waren und den Fasern seines Muskels fast ausschließlich zum Ansatz dienten. Das letztere kann ich durch meine mikroskopischen Befunde bei Embryonen bestätigen. Um dasselbe makroskopisch festzustellen, fehlte mir ein analog beschaffenes Präparat. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß

nach Rückbildung der Gehörknorpel die Insertion des HUXLEY-schen Muskels auf den Limbus des Trommelfells übergeht.

Solange die Stapedialknorpel noch vorhanden sind, zieht der Muskel an diesen und spannt durch deren Vermittelung, also indirekt, das Trommelfell. Ihre Angriffsfläche an der Membran ist dann eine größere. Für diese selbst sind die Knorpel nur ein übergroßer Ballast, welcher wahrscheinlich als zu starker Dämpfer wirkt und dem Trommelfell eine solche Schwerfälligkeit giebt, daß es für leise Geräusche und Töne nicht genügend mitschwingt. So kann die Abwesenheit der Knorpel für das Hören nur von Vorteil sein. Ursprünglich außerhalb der Membran gelegen (so beim Embryo), werden sie gleichsam dem Vergrößerungsbedürfnis derselben geopfert. Denn sobald sich zwischen Supra- und Infrastapediale noch ein Stückchen Trommelfell formiert hat, befinden sie sich ganz im Bereiche des letzteren. Damit ist dann genügender Grund für ihre Beseitigung gegeben.

Den Namen „Musc. stapedius" hat HUXLEY auf Grund seiner Anschauung über die Homologie der Gehörknöchelchen gewählt; er glaubte, daß sein Muskel und der Steigbügelmuskel der Säuger an homologen Skelettstücken inserierten. Auch ohne die HUXLEY'schen Gründe zu kennen, hätte ich vom morphologischen Standpunkt aus die Bezeichnung dieses Autors für die richtige gehalten, schon allein in Rücksicht auf die Entwickelungsgeschichte und Innervation des Muskels, worauf ich noch näher eingehen werde. Physiologisch müßte man ihn Tensor tympani nennen. Dieser Name würde jedoch die Vorstellung einer Homologie mit dem gleichnamigen Muskel der Säuger erwecken und wäre daher ungeeignet.

Weitere Muskeln konnte ich im Bereiche der Paukenhöhle weder bei Crocodilus acutus, noch nilotic. oder Alligator mississ. trotz genauer Untersuchung finden, namentlich vermißte ich gänzlich jene dünne Muskelsehne, welche sich, wie CUVIER, STANNIUS, PETERS annahmen, von hinten, oder nach GADOW von vorn(?) an den Schaft der Columella oder ihre Anhangsknorpel, bezüglich Falten ansetzen soll, was auch HUXLEY (entgegen PETERS) und RETZIUS betont haben. Den direkten Beweis für die Nichtexistenz weiterer Muskeln bin ich an den Schnittserien meiner Embryonen von Crocodil. biporcatus zu führen imstande. Diese Thatsache zu verallgemeinern auf die ganze Klasse der Krokodile und Alligatoren, trage ich unter den obwaltenden Umständen kein Bedenken.

Was die Autoren zu ihren positiven Angaben veranlaßt haben kann, ist mir unklar; vielleicht gaben die komplizierten Insertionsverhältnisse der Columella am Trommelfell zu Täuschungen Veranlassung. Ich glaube nicht, daß einer von ihnen den HUXLEY-schen Muskel vor sich gehabt hat. Diesem Autor allein bleibt das Verdienst, den Paukenhöhlenmuskel der Krokodile entdeckt zu haben.

Entwickelungsgeschichtlich hat sich mir bezüglich der drei beschriebenen Ohrmuskeln Folgendes ergeben. Bei Embryonen von 45,25 mm Länge (Kopf 11,7 mm) sind nur zwei Muskeln vorhanden, ein äußerer mit vertikalem (Levator) und ein innerer mit sagittalem Faserverlauf (Depressor + Stapedius). Der innere, den wir kurz Stapedius foetalis nennen wollen (Fig. 4, *M. st. f.*) hat noch keinen bestimmt ausgebildeten Ursprung und Ansatz. Er tritt hinten mit seinem oberen Rande nahe an die erste Anlage des Squamosum (*Squ.*), sowie an die knorpelige Gehörkapsel in der Gegend des äußeren Bogenganges heran; weiter unten schiebt sich zwischen ihn und diese Kapsel die Vena jugularis externa (*V. j. e.*), an deren Innenseite noch die Nervenschlinge verläuft, welche die Ganglien des Glossopharyngeus, Vagus und Sympathicus mit dem des Trigeminus verbindet und unterwegs mit dem Facialis in Verbindung steht (Ramus communicans glossopharyngei cum nerv. facial. + Ramus recurrens trigemini ad facialem nach FISCHER's Bezeichnung), was ich auf Figur 7 nachzusehen bitte. Auf Figur 4, welche einen etwas hinter der Fenestra ovalis angelegten Schnitt der Querschnittserie darstellt, sehen wir den Nervus facialis unter dem Musculus stapedius foetalis verlaufen, weiter vorn befindet er sich nach innen von diesem Muskel. Der letztere liegt nach innen von dem Levator auriculae (*M. lv.*) und ist von der Epidermis der Ohrklappenanlage (*V. au.*) eine ganze Strecke weit entfernt. In diesem Gebiete wächst später das Squamosum in die Ohrklappe, überdeckt so den Stapedius und macht aus einem äußeren einen im Inneren des Schädels gelegenen Muskel.

Etwas anders liegen die topographischen Verhältnisse vorn in der Ansatzregion des Stapedius foetalis. Wir finden diesen Muskel hier in dem Winkel zwischen Supra- und Infrastapediale, seine Fasern auf beide gerichtet und ihnen ziemlich nahe kommend (vergl. Fig. 5, aus einer Sagittalschnittserie). Querschnitte durch den Kopf zeigen ihn vorn dicht unter der äußeren Epitheldecke (denn der Rand der Ohrklappe liegt hier höher), ferner

unterhalb des Processus oticus des Quadratum, nach außen von der Vena jugularis externa, Ansa V. ad IX. + X., Nervus facialis, gegenüber der Fenestra ovalis, mit deren oberem Rande der seine in gleichem Niveau sich befindet. Die Paukenhöhle dehnt sich erst später zwischen ihm und der Gehörkapsel aus; dann wird die Gegend, in welcher wir auf Figur 5 die Schnittfläche des Muskels sehen, ein Teil der äußeren Wand dieser Höhle, und der Muskel bildet sich hier zurück.

Den Musculus levator auriculae sehen wir hinter dieser Gegend gelegen, er entspricht ungefähr dem hinteren Rande der Fenestra ovalis. An Querschnitten durch den Kopf des Embryo werden seine Faserbündel längs getroffen. Seine obere Hälfte liegt der Ohrklappenanlage bis zu deren Rande gegenüber (Fig. 4), seine untere dicht unter der Haut hinter der Trommelfellgegend. Er ist nur ein schmaler, unten spitz (in der Richtung nach dem hinteren Ende der Mandibula zu) auslaufender Muskel. Er liegt selbstverständlich nach außen vom Nervus facialis. Zwei Schnitte in der Querschnittserie hinter ihm trifft man auf den Depressor maxillae inferioris, dessen Abstand von dem äußeren Epithel um die Dicke einige Faserzüge größer ist als die des Levator.

Bei einem Embryo von Crocod. biporc. von 58 mm Gesamt- und 13 mm Kopflänge fand ich die topographischen Verhältnisse für beide Ohrmuskelchen im allgemeinen wie bei dem vorigen, nur hatte der Stapedius foet. nunmehr seine Insertion deutlich ausgebildet. Er war nach vorn gewachsen, so daß er dicht an der hinteren oberen Seite des Infrastapediale und an der hinteren sowie auch äußeren des Suprastapediale endete. Das letztere sah man auf Querschnitten gut; dieselben zeigten das vordere Ende des Muskels zwischen Suprastapediale nnd Hautepithel eingeschoben. Er füllte nun den Raum von der Mitte des Supra- bis zum Infrastapediale ganz aus. Im vordersten Winkel dieses Raumes hatte sich nach vorn von den Muskelfaserenden etwas derbfaseriges Gewebe gebildet. Außen dicht auf dem Stapedius lag der Levator, dessen Abstand von dem Vorderrande des Depressor maxillae inferioris ein bedeutender geworden war.

Größere Veränderungen konnte ich in einer Querschnittserie eines Embryo von 10 cm Länge (Kopf 25 mm) nachweisen. Die Ohrklappe ist weiter über das Trommelfellgebiet nach abwärts gewachsen; aber es hat sich auch die zwischen diesen beiden gelegene Bucht, die Anlage des äußeren Gehörganges, nach oben beträchtlich vertieft, indem sie sich zwischen Levator auriculae

und Stapedius foetalis und tief noch in den letzteren selbst hineinschob (vergl. Fig. 6). Dadurch ist der Levator ganz in die Ohrklappe geraten und liegt hier unter und nach innen von dem Rande des in die Klappe hineingewachsenen Squamosum (Fig. 6 *M. lv.*). Vom Stapedius foetalis selbst ist eine kleinere äußere Portion in das Bereich der Valvula auric. gelangt und stellt nunmehr den Musc. depressor auriculae vor. Der nach innen gelegene Rest des Stapedius foetalis hat sich etwas abgesondert von dem Depressor und wird zum eigentlichen Stapedius des fertig entwickelten Tieres. Der obere Teil des Stapedius foetalis (*M. st. p. m.* + *a.*) bleibt auch hinter der Gegend, welche Fig. 6 darstellt, im Bereiche des Squamosum und repräsentiert die Portio anterior und media des definitiven Muskels, der untere Teil *M. st. p. i.*) reicht viel weiter nach hinten, dem äußeren Bogengange der Ohrkapsel folgend, an deren Perichondrium er entspringt. Wir erkennen in ihm die Portio inferior des definitiven Stapedius.

Verfolgen wir den Depressor nach vorn, so sehen wir ihn in der Ohrklappe sich verlieren, während der Stapedius an dem Supra- und Infrastapediale inseriert. Doch reicht er in dem Winkel zwischen beiden nicht mehr bis ganz zum Scheitel, sondern hat sich hier offenbar rückgebildet, während sich das bereits erwähnte, früher nach vorn von ihm gelegene fibröse Gewebe nach innen an ihm vorbei und nach hinten ausgedehnt hat. So sehen wir bereits diese Gegend zu ihrer späteren Umbildung zu einem hinteren oberen Quadranten des Trommelfelles sich vorbereiten. Die Muskelfasern schwinden so weit, daß der Stapedius nur noch die Enden des Supra- und Infrastapediale und den zwischen beiden gelegenen Trommelfelllimbus erreicht, was schon bei wenig älteren Embryonen der Fall ist. Dies Verhältnis kann noch lange im postembryonalen Leben fortbestehen, wie wir aus Huxley's Beschreibung ersehen haben. Nach Resorption der erwähnten Knorpel entsteht dann der Zustand, den ich oben beim erwachsenen Krokodil ausführlich beschrieb, wo der Stapedius nur noch am Rande der Membrana tympani wirkt. Diese Verlegung der Stapediusinsertion von den Enden der Columella auf den Limbus des Trommelfelles ist eine interessante Thatsache, noch mehr aber die Abstammung eines Muskels des äußeren Ohres, des Depressor, zugleich mit einem des mittleren Ohres von einem gemeinsamen älteren, nur im Dienste der Gehörknorpelkette stehenden Muskel, dem Stapedius foetalis.

Wir haben noch die wichtige Frage nach der Innervation der

beschriebenen Muskulatur zu erörtern. Ich habe dieselbe genau studiert und sowohl bei den Embryonen von Croc. biporc. als auch bei dem erwachsenen Exemplar von Crocodilus acutus die Versorgung des Stapedius foetalis, bezüglich Stapedius + Depressor auriculae, und des Levator durch den Ramus hyoideus des Nervus facialis in überzeugender Weise klargelegt. Die Schnittserien der Embryonen gestatteten mir, von diesem Nerven aus einen besonderen Ast zu dem Stapedius foetalis und einen solchen zu dem Levator zu verfolgen. Bei dem Embryo von 10 cm konnte ich von dem Aste für den Stapedius foetalis einen kleinen zu dem Musc. depressor abgehen sehen.

Eine sehr willkommene Bestätigung für die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung lieferte mir die Präparation des Facialis bei dem oben erwähnten Crocod. acut., denn ich konnte die fraglichen Muskelästchen, da sie nicht so sehr dünn sind, auffinden und bequem zu den bezüglichen Muskelchen verfolgen. Es waren drei Rami musculares nachweisbar. Der vorderste und längste versorgte die Portio media und anterior des Stapedius und mit einem feinen Endästchen den Depressor (vergl. Fig. 7 *R. m. a.* und *R. dp.*). Dasselbe schlug sich um die Portio anterior herum nach oben. Der zweite gelangte zur Portio inferior stapedii (Fig. 7 *R. i.*), der dritte schlüpfte unter dieser durch und zog dicht am Squamosum direkt nach außen zu dem an der hinteren Gehörgangswand gelegenen Levator auriculae (vergl. Fig. 2 *R. VII* und Fig. 7 *VII R. l. v.*). Daß der Depressor von einem Nerven des Stapedius versorgt wird, ist eine Folge der ursprünglichen Zusammengehörigkeit beider.

Wie steht es nun mit der morphologischen Bedeutung der beschriebenen Ohrmuskeln?

Bei der Erörterung dieser Frage ist es nötig, von den embryonalen Verhältnissen auszugehen, und zwar einem Stadium, in welchem noch keine Abspaltung des Depressor auriculae von dem Stapedius foetalis stattgefunden hat, ein Vorgang, welcher den Crocodiliern eigentümlich ist. Daß ihr Stapedius foetalis nun dem Musculus stapedius der anderen Vertebraten, nämlich der Lacertilierembryonen, der Vögel und der Säuger durchaus homolog ist, ergiebt sich aus einer Reihe von Gründen:

1) Er wird vom Nervus facialis versorgt.

2) Er tritt von hinten her an den distalen Teil der Columella, beziehentlich des Steigbügels (vergl. unten).

3) Er verhält sich im übrigen wie der Stapedius der genann-

ten in dem entsprechenden Stadium der allgemeinen Entwickelung, d. h. zu der Zeit, wo der Schädel noch rein knorpelig ist.

Dieses Stadium eignet sich deswegen vorzüglich zum Vergleich, weil wir noch einfache Verhältnisse vor uns haben, welche nicht durch die sehr verschiedene Gestaltung der Knochen der Ohrregion bei den fraglichen Wirbeltieren kompliziert sind.

Nach meinen speziell auf diesen Punkt gerichteten Studien ergeben sich dabei für alle folgende Übereinstimmungen:

a) Der Ursprung des Stapedius liegt stets im Bereiche der knorpeligen Gehörkapsel, und zwar ungefähr in der Region des äußeren Bogenganges.
b) Der Stapedius verläuft nach vorn, im allgemeinen in sagittaler Richtung,
c) liegt dabei dicht nach außen von der embryonalen Vena jugularis externa, einem Gefäße, das sich von den Selachierembryonen an bis zum Menschen (vergl. die bezügl. Tafeln von His, Anatomie menschlicher Embryonen) im ganzen Wirbeltierreiche findet.
d) Er inseriert an einer homologen Stelle der Columella. Nur die Ansatzstellen an Columella und Stapes sind nicht direkt homolog, was wir sogleich näher begründen werden.

Auch bezüglich der Lage zum Nervus facialis (d. h. dessen Ramus hyoideus) bestehen Differenzen. Dieser Nerv zieht bei Eidechsen und Krokodilen nach innen, bei Vögeln und Säugern nach außen vom Stapedius vorbei. Die Erklärung dafür werde ich bei anderer Gelegenheit geben.

Was nun den Punkt d) betrifft, so fanden wir den Stapediusansatz beim Krokodil im Bereiche des Supra- und Infrastapediale. Demgegenüber haben die Eidechsen zwar ein Suprastapediale, aber die infrastapediale Verbindung mit dem Hyoid sah ich nur vorknorpelig angelegt. Der Stapedius setzt sich daher in den späteren Embryonalzeiten am Hinterrande des Suprastapediale, eine Strecke weit unterhalb von dessen Spitze an, ungefähr entsprechend der Stelle, wo das Infrastapediale abging. Bei Hühnerembryonen verläuft der Stapedius nach der Spitze des Infrastapediale, während er beim erwachsenen Tier mit einer langen Sehne neben derselben am Trommelfellrande befestigt ist.

Der Steigbügelmuskel der Säuger nun setzt sich am Köpfchen des Stapes an, und bedarf das Verhältnis dieser Stelle zu dem äußeren Ende der Columella einer näheren Erörterung. Der Steigbügel steht mit dem Hyoid im vorknorpeligen Stadium in Verbin-

dung, wie RABL und GRADENIGO bewiesen haben (auch für den Menschen). Ich selbst besitze eine Querschnittserie durch den Kopf eines menschlichen Fötus, bei welchem dies in klarer Weise zu sehen ist. Wir haben hier also offenbar dieselbe Verbindung zwischen Steigbügel und Hyoid bei den Mammalia wie zwischen Columella und Hyoid bei den Sauriern, von denen sie bei den Crocodiliern relativ lange, bei Hatteria zeitlebens bestehen bleibt.

Bei dem erwähnten menschlichen Embryo, sowie dem einer Katze aus demselben Stadium hatten Steigbügel und Hyoid bereits mehr den Knorpelcharakter angenommen, das Verbindungsstück beider aber war noch vorknorpelig und so deutlich genug gegen beide abgegrenzt. In bezug auf die Steigbügel-Ambos-Verbindung lag es nach hinten (bei der Katze sehr ausgesprochen) und machte einen nach hinten konvexen Bogen zur Spitze des großen Zungenbeinhornes. Der Musculus stapedius aber verlief nicht zu dem Stapesköpfchen, sondern zu dem daran grenzenden oberen Teile jener vorknorpeligen Verbindung, nach deren Schwund er erst an das Köpfchen geht.

Nach dem Gesagten glaubt man eine direkte Homologie zwischen Steigbügel einer- und der g a n z e n Columella andererseits annehmen zu müssen. Es scheint mir bei dem jetzigen Stand meiner Studien wahrscheinlicher, daß der Stapes nur einem proximalen Columellastücke gegenübergestellt werden darf. Die Gründe dafür kann ich vorläufig nur andeuten.

Bei den Säugerembryonen besteht neben der v o r ü b e r g e h e n d e n v o r k n o r p e l i g e n Verbindung zwischen Steigbügel und Hyoid noch eine wichtigere k n o r p e l i g e zwischen Steigbügel und Mandibula unter Vermittelung des Incus. Eine ganz entsprechende Verkettung einer Stapesplatte (Operculum) mit der Mandibula vermittelst eines Bandes (Ligamentum suspensorio-stapediale) und des Quadratum findet sich bei den Urodelen. Selbst die Anuren und Saurier besitzen dieselbe; denn bei ihnen geht von der Columellamitte eine Brücke zum Quadratum, welche embryonal mit der Columella auftritt. Sie ist geschwunden bei den Krokodilen, Schildkröten und den Vögeln. Dem O p e r c u l u m d e r O r o d e l e n nun halte ich die F u ß p l a t t e, dem L i g a m e n t u m s u s p e n s o r i o - s t a p e d i a l e den B o g e n und das K ö p f c h e n des S t e i g b ü g e l s für homolog. Der Incus wäre dann ein Quadratum. Der S t e i g b ü g e l entspräche ferner dem proximalen Columellastücke + der kleinen Brücke zum Quadratum der Anuren und Saurier. Die Stapediusinsertionsstelle bei den

Säugern aber würde dem Punkte der Columella entsprechen, von dem das Verbindungsstück zum Quadratum abgeht.

Da die morphologische Stellung eines Muskels vor allem durch die Art seiner Innervation bestimmt wird und Ursprung und Ansatz dabei großem Wechsel unterworfen sein können, so bedürfen wir nicht einmal des Nachweises der homologen Insertionsstelle, um die Homologie des Stapedius foetalis der Krokodile mit dem der anderen Vertebraten darzuthun. Die Sache liegt deswegen so einfach, weil kein zweiter vom Facialis versorgter Mittelohrmuskel existiert.

Es fragt sich nun noch: woher stammt der Musculus stapedius überhaupt? Dies läßt sich vergleichend-anatomisch und entwickelungsgeschichtlich klarlegen. Da ich mich schon an anderer Stelle [1]) vorläufig über diese Frage geäußert habe und eine ausführliche Erörterung derselben in Aussicht stellen kann, so beschränke ich mich hier auf kurze Andeutungen.

Bei den Reptilien läßt sich die Entstehung des Stapedius entwickelungsgeschichtlich leicht verfolgen. Da ich vom Krokodil keine genügend jungen Stadien gesehen habe, so beschränke ich mich auf die Befunde bei Eidechsenembryonen [2]). Zu der Zeit, wo das Infrastapediale vorknorpelig ist, fand ich von der dorsalen Facialismuskulatur, die in ihrer Gesamtmasse den Depressor maxillae inferioris vorstellt und nur eine dünne dorsale Hautmuskelschicht abzuspalten hat, noch keine besonderen Faserzüge als Anlage des Stapedius abgesondert. Später dagegen, wenn der Columellaapparat vollständig knorpelig ausgebildet ist, sieht man vom vorderen Rande des Depressor maxillae eine Fasergruppe abgezweigt, welche bereits die Merkmale eines Musc. stapedius besitzt. Sie wird vom Depressor maxill. seu Digastricus aus innerviert, wenigstens ist es mir bisher nicht gelungen, ein besonderes Facialisästchen zu ihr zu verfolgen.

Daß der Digastricus ein solch intimes Verhältnis zum Gehörorgan zu erkennen giebt, kann uns nicht wundern, da wir schon bei Anuren ähnliche Beziehungen nachweisen können. Der trichter-

1) Tageblatt der Heidelberger Naturforscherversammlung, Ohrensektion.

2) Die Mitteilung von Hofmann über diesen Gegenstand lernte ich erst kennen, als vorliegende Arbeit längst bei der Redaktion lag. Ich behalte mir daher vor, auf Hofmann's Darstellung bei einer späteren Gelegenheit einzugehen. (Vergl. Hofmann in Bronn's Tierreich, Reptilien, pag. 2015 [65. u. 66. Lieferung, 1889]).

förmige, knorpelige Annulus tympanicus wird vorn durch das Quadratum und Squamosum, hinten aber durch den Digastricus gestützt und setzt hier zu seiner genügenden Fixierung die Kontraktion der vorderen Portion dieses Muskels voraus, welche bei geschlossenem Munde am wirksamsten sein muß[1]). Aber die vordersten Fasergruppen entspringen sogar von der nach hinten innen sehenden Fläche des hinteren Trichterabschnittes und ziehen von da an das hintere Unterkieferende. Bei Bufo agua sah ich ein besonderes Muskelchen von diesem Punkte zum äußeren Rande des Annulus, welcher zugleich der Trommelfelllimbus ist, hinziehen. Die genannten Faserzüge können unmöglich dem Kaugeschäfte wesentliche Dienste leisten, weil der Annulus tympanicus ein viel zu nachgiebiges Gebilde ist, als daß von ihm aus ein kräftiger Zug auf das hinter dem Kiefergelenk gelegene Ende der Maxilla inferior ausgeübt werden könnte. Vielmehr verhält sich die Sache umgekehrt; der Annulus wird vom Kiefer aus durch die betreffenden Fasern gespannt, und dadurch der Membrana tympani der nötige Spannungsgrad verliehen. Wir haben also hier eine stapediusähnliche Einrichtung, mit dem einzigen Unterschiede, daß die Muskelfasern statt vom Schädel vom Unterkiefer aus wirken.

Entwickelungsgeschichtlich hat sich in dieser Sache nichts weiter ergeben. Die infrastapediale Verbindung mit dem Hyoid ist bei Anuren zu keiner Zeit des Embryonallebens angedeutet; die Columella entwickelt sich, abgesehen von der Fußplatte, erst in einem Stadium, wo das große Zungenbeinhorn schon an die äußere Labyrinthwand getreten ist.

Ich halte die für die Lehre von dem Verhältnis der Columella zum Stapes so wichtige vorknorpelige Verbindung mit dem Hyoid für eine sekundäre Erwerbung. Die Art ihres Zustandekommens bei den Sauriern erläutern die Verhältnisse bei Hatteria. Bei dieser sah ich das äußere scheibenförmige Columella-Ende mit dem oberen des Hyoid und dieses mit dem Knorpel, welcher die äußeren Spitzen von Quadratum, Squamosum, Occipitale laterale miteinander verbindet, zu einer gemeinsamen homogenen Knorpelmasse verschmolzen. Die von den Autoren in dieser gesehenen besonderen Differenzierungen sind offenbar sekundärer Natur, treten erst bei älteren Individuen als der mir zur Verfügung gestandenen auf. Da das obere Ende des Hyoids bei Urodelen und Anuren während der Entwickelung in mannigfacher Weise herum-

1) Der Digastric. oder Depress. max. inf. öffnet den Mund.

wandert, so wird es sich bei den direkten Vorfahren der Saurier ebenso verhalten haben. Daß es bei dieser Wanderung an der prominentesten Stelle des Hinterschädels haften blieb, ist leicht begreiflich, ebenso daß es dabei mit dem an derselben Stelle fixierten Columella-Ende in Verbindung kam.

Analoge Vorgänge mögen bei den Vorfahren der Säuger stattgefunden haben zu einer Zeit, als der Ambos (Quadratum) und Hammer (oberes Ende der Mandibula) noch dem Kaugeschäft dienten. Damals existierte wahrscheinlich schon ein Mittelohr. Der Steigbügel spielte in demselben die Rolle einer Columella. Zu diesem Zwecke war er um ein ganzes Stück länger (welches jetzt noch durch einen proximalen Abschnitt der vorknorpeligen Stapes-Hyoid-Brücke repräsentiert wird).

Das distale Ende jenes primären columellaartigen Steigbügels trat in Beziehung zum Musculus digastricus, wobei aus abgespaltenen Faserbündeln der Musculus stapedius entstand; außerdem verband es sich mit dem freien Ende des Hyoid (vermittelst des distalen Abschnittes der Stapes-Hyoid-Brücke). Ich bin mir der problematischen Natur dieser Theorie wohl bewußt, hoffe aber bald einige Beweisgründe für sie beibringen zu können.

Nach dieser Ansicht könnte die vorknorpelige Aneinanderfügung von Columella und Hyoid, wie wir sie bei Eidechsen, Krokodilen, Säugern gesehen haben, nicht mehr auf jene in viel früheren Zeiten vorhandene, bei Haifischembryonen leicht nachweisbare Vereinigung von Hyoid und Hyomandibula bezogen werden, und es würde somit die landläufige Theorie von der Homologie zwischen Stapes oder Columella einerseits und Hyomandibula andererseits ihrer wesentlichsten Stütze beraubt. Daß eine solche Homologie thatsächlich unmöglich ist, vermag ich auf Grund meiner Studien über die Entwickelung der Columella beim Frosche direkt und unwiderleglich zu beweisen. Ich setze voraus, daß die Columella desselben genau homolog mit der der Saurier ist, was sich hinsichtlich aller Einzelheiten der Form direkt nachweisen läßt. Unter solchen Umständen lautet die logische Forderung: wenn die Columella des Frosches von der Hyomandibula herstammt, so muß sie bereits zu der Zeit, wo die Kiemenbögen beim Embryo auftreten, was noch vor der Bildung des Primordialcranium geschieht (ebenso wie bei Urodelen), angelegt werden und von da ab durch

alle späteren Stadien verfolgt werden können. Nun findet man bei Rana esculenta:

1) Es wird nur ein Hyoid angelegt, aber nie, auch nicht im vorknorpeligen Stadium, die Spur einer Hyomandibula.

2) Die Anlage der knorpeligen Gehörkapsel zeigt längere Zeit in der Gegend der Fenestra ovalis eine freie Lücke.

3) Diese Lücke schließt sich zunächst ausgesprochen bindegewebig.

4) In dem Bindegewebe tritt später Knorpel auf; so entsteht die Stapesplatte.

5) In diesem Zustande macht die Larve ihr ganzes Larvenleben durch.

6) Erst während der Metamorphose, also bei Rana esc. Ende Sommer, wenn der Schwanz abgeworfen wird, entwickelt sich die Columella gleichzeitig mit dem Mittelohre, Annulus tympanicus und Membrana tympani. Dies letztere ist eine Bestätigung der Angaben von PARKER [1]).

Gegenüber diesen Thatsachen wird niemand behaupten wollen — auch wenn er eine sekundäre Verlängerung des Larvenlebens infolge spezieller äußerer Ernährungsbedingungen in Betracht zieht, worauf die spezifischen, vergänglichen Larveneinrichtungen hinweisen — daß die zur Anlage der Hyomandibula bestimmten Mesoblastzellen sich von der Zeit der Kiemenbogenentwickelung an indifferent verhalten, um dann später nach Beendigung des Larvenlebens, am Ende des Sommers eine Hyomandibula-Columella zu produzieren. Die Zeit, um die es sich hier in der Ontogenese handelt, bedeutet in der Phylogenese große Zeiträume. Während dieser müßte demnach die Hyomandibula verloren gegangen sein, um darnach etwa als atavistische Bildung wieder in Scene gesetzt zu werden.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren giebt es in der Entwickelungsperiode kein freies Larvenleben mit speziellen Einrichtungen, dasselbe wird geradezu übersprungen, und die uns hier interessierenden Vorgänge folgen sich ungemein rasch aufeinander (um so mehr, je höher die Stufe), treten mitunter gleichzeitig oder sprungweise auf, so daß eine gleich einfache Verfolgung wie bei Anu-

---

1) Wie ich sehe, ist FRANCIS VILLY in einer kürzlich erschienenen Arbeit (The Development of the ear and accessory organs in the Common Frog. Quarterl. Journ. of Micr. Sc. 1890, Februar, pag. 523) zu denselben Resultaten gekommen.

ren nicht mehr möglich ist. Immerhin giebt es eine Reihe von Thatsachen, welche auf ähnliche Entwickelungsbedingungen der Columella resp. des Steigbügels wie bei den letztgenannten hinweisen, worauf ich bei einer anderen Gelegenheit näher eingehen werde [1]). Die frappante Ähnlichkeit der Hyomandibula-Hyoid- und Columella-Hyoidverbindung darf uns nicht zu Täuschungen veranlassen. Die Columella ist eine selbständig entstandene Bildung.

Auch das Operculum + Ligamentum suspensorio-stapediale der Urodelen, welche beide wir dem Steigbügel der Säuger gleichgesetzt haben, stehen mit der Hyomandibula in keinerlei Beziehung. Dies lehrt ihre Entwickelungsgeschichte beim Axolotl. Bei diesem wird keine Hyomandibula angelegt. Erst eine Zeitlang nach der Verknorpelung des Kiemenskelettes und der Ohrkapsel, bei einer Länge der Larve von 18 mm, zeigt sich im Bezirke der Fenestra ovalis ein gänlich isolierter Knorpelkern an der Labyrinthwand, von dem aus ein Spindelzellenzug zum Processus oticus des Quadratum und zu der Anlage des Os squamosum hinzieht. Aus dem Knorpelkerne wird das Operculum, aus dem Spindelzellenzug das Ligamentum suspensorio-stapediale.

Nach dieser Exkursion, zu welcher ich mich veranlaßt sah, um die gleichzeitig bei dem Studium der Ohrmuskelfrage gewonnenen Thatsachen hinsichtlich der Gehörknorpel vorläufig kurz mitzuteilen, kehren wir wieder zu dem ursprünglichen Gegenstande zurück und zur Erörterung der Frage nach der morphologischen Bedeutung des Levator auriculae der Crocodilier. Seine Innervation und Lage kennzeichnen ihn schon genügend als zusammengehörig mit dem Stapedius und Digastricus maxill. inf. in dieselbe Gruppe der dorsalen Facialismuskeln. Daraus, daß er sich beim Embryo schon findet, ehe eine eigentliche Ohrklappe ausgebildet ist, können wir schließen, daß er früher etwas anderes war als ein Heber der Ohrklappe. Die Untersuchung früherer Entwickelungsstadien könnte uns hier etwas nützen. Klar wird die Sache aber erst durch eine vergleichend-anatomische Betrachtung.

Die anderen Saurier haben keine Ohrklappe. Diejenigen,

---

1) Dort soll auch die umfangreiche Litteratur berücksichtigt werden, was ich jetzt, um meine Darstellung nicht zu komplizieren, vermied.

welche es zu einem wohl ausgebildeten Trommelfelle gebracht haben, zeigen dasselbe entweder ganz frei oder von hinten her von einer Hautfalte ein wenig (z. B. Eidechsen, Monitore) oder viel überdeckt, so daß eine Art äußerer Gehörgang gebildet wird (z. B. bei den Gekonen). Diese Hautfalte enthält meist den vorderen Rand des Digastricus; wo derselbe von einer dünnen, ventral in die Fasern des Mylohyoideus posterior sich fortsetzenden Muskelfaserschicht bedeckt ist, welche einen ringförmigen, Hinterhaupt und Hals umfassenden Hautmuskel darstellt (z. B. Lacerta agilis, Gongyllus ocellatus etc.), da liegt der vordere Rand des Hautmuskels, welcher stets weiter nach vorn reicht als der des Digastricus, entweder allein oder mit dem des letztgenannten in der Falte, so daß man annehmen darf, dieselbe sei überhaupt durch eine Vergrößerung der fraglichen Muskeln über die Trommelfell gegend nach vorn hervorgebracht. Dabei erscheint sie aber im ausgebildeten Zustande als eine wirksame Schutzvorrichtung für das Trommelfell.

In ähnlicher Weise hat sich auch beim Krokodil die Ohrklappe gebildet (mit der unwesentlichen Modifikation, daß sie mehr von hinten oben ihren Ausgang nahm), tritt sie doch embryonal zunächst als Hautleiste auf. Der weit nach hinten ragende Unterkiefer, die massigen Knochen der Kiefergelenkgegend und des Hinterkopfes (darunter besonders das Quadratum und Squamosum) machten die Entfaltung der Thätigkeit eines Hautmuskels in dieser Region überflüssig und unmöglich. Wir sehen daher alle ventralen Fasern am Unterkiefer befesestigt (Mylohyoideus posterior), die dorsalen geschwunden bis auf die allervordersten, welche im Dienste der ursprünglichen Ohrfalte und später Klappe eine für den Schutz des zarten Trommelfelles wichtige Thätigkeit entfalten konnten. So entstand der Levator auriculae, der im Laufe der Zeit im Verhältnisse zu den größeren an ihn gestellten Anforderungen aus einem schmächtigen (wie er sich beim Embryo ausnimmt) zu einen kräftigen, dicken Muskel geworden ist. Mit dieser Herleitung stimmt, daß wir ihn in einem frühen Entwickelungsstadium dicht vor dem vorderen Rande des Digastricus und dicht unter der Epidermis fanden, welcher er um die Dicke einiger Muskelfaserzüge näher kam als jener. Bemerkenswert erscheint, daß er nicht vom ventral gelegenen Mylohyoideus posterior aus, sondern durch einen besonderen dorsalen Facialisast versorgt wird, der höher abgeht, als der Ramus digastricus; denn ganz entsprechend verhalten sich die hinter der Ohrmuschel

gelegenen kleinen Muskeln bei den Säugern; sie werden vom Ramus auricularis posterior innerviert, der ebenfalls früher vom Facialisstamme abgehen kann (z. B. beim Menschen) als der Ast für den hinteren Bauch des Digastricus. Jener Nerv für den Musculus levator auriculae beim Krokodil verhält sich also analog dem Ramus auric. post. der Säuger. Eine solche Annahme wird gestützt durch meine ganze Theorie über die morphologische Stellung der hinteren Ohrmuskeln, wie ich sie in der Ohrensektion der Heidelberger Naturforscherversammlung bereits vorläufig mitgeteilt habe.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1. Innere Ansicht der Membrana tympani eines jungen Crocod. biporcatus (nach HUXLEY l. c. pag. 395, fig. 2). *S. St.* Suprastapediale, *E. st.* Extrastapediale, *Sth.* Stylohyoid, *Stp.* Musc. stapedius, *Tym.* Membrana tympani, *a* Falz der Paukenhöhlenschleimhaut, *I. st.* Infrastapediale (PARKER), *Col.* Querschnitt der Columella (s. Mediostapediale). Vergrößerung vermutlich 8—10/1.

Fig. 2. Ohrklappenmuskulatur eines Croc. acutus von 145 cm Länge. Vergrößerung 2/1. *V. au.* Valvula auric., *I. v. au.* Insertionslinie derselben, *Squ.* Os squamosum, *L. au.* Musc. levator auriculae, *D. au.* Musc. depressor auriculae, *T. d. au.* Sehnenblatt des Depressor, *R. VII* Äste des Nervus facialis zum Levator, *Pr. exo.* Fortsatz des Occipitale laterale, *Stp. p. a.* Portio anterior des Musc. stapedius. Die gekreuzten Pfeile geben die Richtungen vorn (*v.*), hinten (*h.*), oben (*o.*). unten (*u.*) an.

Fig. 3. Rechtes Trommelfell und Adnexa von innen gesehen (Croc. acutus von 145 cm Länge). Vergrößerung etwas über 2/1. *M. ty.* Membrana tympani, *Col.* Columella (Mediostapediale von PARKER), *Col. c.* äußerer knorpeliger Teil der Columella, *S. st.* Suprastapedialfalte, *E. st.* Extrastapedialfalte, *I. st.* Infrastapedialfalte, *St. hy.* Stylohyoidknorpel von HUXLEY (Ceratohyale von PARKER), *L. m. t.* Limbus des Trommelfells, *St. p. a.*, *St. p. m.*, *St. p. i.* Muscul. stapedius, portio anterior, media, inferior, *Pr. e. o.* Proc. exoccipitalis, *Squ.* Squamosum, *Qu.* Quadratum, *VII* Nerv. facialis, *Occ. l.* Occ. laterale (Exoccipitale), *D. pn.* Ductus pneumaticus, *C. o. qu.* Canalis ossis quadrati.

Fig. 4. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Crocodilus biporcatus von 45 mm Länge. Vergrößerung 12/1. *C. au.* knorpelige Gehörkapsel, *Squ.* erste Anlage des Squamosum, *Crt. hy.* Ceratohyale (PARKER), *Mnd.* Mandibula, *C. s. s.* Canal. semic. sup., *C. s. e.* Canal. semic. externus, *M. st. f.* Musc. stapedius foetalis, *V. au.* hinterer Teil der Ohrklappenanlage, *M. lv.* Musc. levator auricul., *R. hy. VII.* Ramus hyoid. des N. facialis (zum M. depressor max. inf. und Myohyoid. posterior), *C. exoty.* Canal. exotympan. der

Paukenhöhle (Ductus pneumatic. des Unterkiefers), *F. r.* Fenestra rotunda, *Ans. s. V—IX* und *X* Nervenschlinge vom Trigeminus zum Glossophar., Vagus und Sympathicus, mit dem Facialis anastomosierend, *Gl. IX. X* Ganglion des Glossoph. und Vag., *V. j. c.* Vena jugularis communis, *V. j. e.* Vena jug. externa.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Crocodilus biporcatus von 45 mm Länge. Vergrößerung 12/1. *Qu.* Quadratum, *Mnd.* Mandibula, *Md. st.* Mediostapediale (PARKER), *Sp. st.* Suprastapediale (PARKER), *I. st.* Infrastapediale (PARKER), *Ep. hyal.* Epihyale (PARKER), *Cer. hyal.* Ceratohyale, *Cps. au.* Capsula auditiva, *Cav. tymp.* Paukenhöhle, *M. st. f.* Musculus stapedius foet., *M. lv.* Musc. levator auric., *M. dig. m.* Musc. digastric. seu depressor maxillae inferioris.

Fig. 6. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Crocodilus biporcatus von 10 cm Länge. Vergr. 12/1. *M. st.* Musculus stapedius, *p. i.*, *p. m.* + *p. a.* dessen Portio inferior, media + anterior, *M. dp.* Musc. depressor auriculae, *M. lv.* Musc. levator auric., *Pr.* Parietale, *Squ.* Squamosum, *Ep. hy.* Epihyale, *Cr. hy.* Ceratohyale, *Qu.* Quadratum, *Mnd.* Mandibula, *C. au.* Capsula auditiva, *Occ. b.* Occipitale basilare, *V. temp.* Vena temporalis, *Ar. tmp.* Arteria tempor., *B* Bucht zwischen Ohrklappe und Kopf, *VII R. hy.* Ramus hyoideus des Facialis, *Cv. ty.* Paukenhöhle, *Cn. exty.* Canalis exotymp. derselben, *R. c. X* Verbindungen der Ansa mit dem Ganglion superius des Vagus, *X* Vagus. *Gl. s. X* Ganglion superius (jugulare) vagi, *V j. e.* Vena jug. ext., *Ans. s. V—IX, X* sympathische Schlinge zwischen den bezüglichen Nerven, *C. s. e.* Canalis semicircularis externus, *R. Gl. c. s.* Ursprung der Ansa aus dem Ganglion cervicale supremum des Sympathicus.

Fig. 7. Paukenhöhle von Crocodilus acutus (1,45 m), von der Schädelhöhle aus durch Entfernung der deckenden Knochen und fast des ganzen Labyrinthes freigelegt. *Col.* Columella, *I. st.*, *S. st.*, *E. st.* Infra-, Supra- und Extrastapedialfalte, *St.* Fußplatte der Columella in der Fenestra ovalis, von innen, d. h. der Labyrinthseite aus gesehen. Das innere Ende der Columella bis zur Kreuzung mit dem Facialis (*VII*) ist von der Schleimhaut der oberen Wand des Recessus cavi tympani überdeckt. *VII* R. hyoideus des Facialis, *R. p. VII* dessen Ramus palatinus, *R. a. m.*, *R. dp.*, *R. i.* und *R. l. v.* dessen Äste zur Portio anterior, media, inferior, dem Depressor und Levator auriculae, *VII. R. dig.* Ramus digastricus des Facialis, *VII. R. myl. p.* Ast zum Mylohyoideus posterior, *Ans. s. V—IX, X* Schlinge des Sympathicus, die mit den bezüglichen Nerven in Verbindung steht, *R. c. Ans. c. f.* Verbindungsstrang dieser Schlinge mit dem Facialis. *Gl. V* Hauptganglion des Trigeminus, *Gl. IX, X, XI* und *sy.* Ganglienmasse der bezüglichen Nerven + Gl. cervicale supremum des Sympathicus, *St. p. a.*, *St. p. m.*, *St. p. i.* Portio anterior, media, inferior des Stapedius, *C. o. qu.* Canalis oss. quadr. Vergrößerung circa 2/1.

Tektonische Studien an Hydroidpolypen.

II.

Plumularia und Aglaophenia. Die Tubulariden.

Nebst allgemeinen Erörterungen über die Natur tierischer Stöcke.

Von

Dr. **Hans Driesch.**

Mit 6 Abbildungen im Texte.

Die Plumulariden.

Zweck und Begrenzung unserer Aufgabe wiederum festzustellen, dürfte unnötig sein. Ich betone nur nochmals, daß meine Studien keinen Anspruch auf Vollständigkeit und erschöpfende Behandlung erheben, sondern nur ein Leitfaden für eine solche sein wollen.

Die Schwierigkeit einer zutreffenden Definition des Personenbegriffs tritt uns hier noch in weit größerem Maße entgegen, als es bei Sertulariden und Campanulariden der Fall war.

Lassen wir auch hier wiederum die basalen Stolonen außer Acht und sehen wir noch dazu von den Corbulae der Aglaophenien ab, so bleiben uns doch als nicht wohl zu umgehende Teile des Stockes die Nematophoren, gerade das besonders Charakteristische unserer Formen.

Sind sie Personen oder bloße Anhänge solcher?

Ich bemerke hier, daß unsere Gleichsetzung von Person und Hydranth ja schon ein seltsames Gepräge gewinnt angesichts der Thatsache, daß das aus dem Ei direkt hervorgehende Gebilde in vielen Fällen gar kein Hydranth ist[1]; halten wir sie dessen-

1) Vergl. hierzu u. a. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Wien, 1886. Kap. IV.

ungeachtet aufrecht, uns ihres dogmatischen Charakters wohl bewußt bleibend, so wird unsere Frage lauten: sind die Nematophoren von gleichem Werte wie die Hydranthen; sind sie phylogenetisch durch Reduktion aus solchen hervorgegangen?

Die Frage hat, stets vom histologischen Standpunkt betrachtet, bekanntlich viele Wandlungen in der Beantwortung durchgemacht. Durch den Nachweis, daß, in vielen Fällen wenigstens, beide Keimblätter sich an ihrer Bildung beteiligen, ist man in neuester Zeit wohl vorwiegend geneigt, sie in ersterem Sinne zu beantworten.

Ich muß gestehen, daß ich den angeführten Grund für wenig ausschlaggebend halten kann. Mit gleichem Recht könnte man dann die Tentakeln für Personen erklären, was ja auch in der That geschehen ist. Ontogenetische Rückbildung von Hydranthen zu Nematophoren ist meines Wissens nie beobachtet, sie könnte entscheidend sein für ihre Auffassung als Personen; ein Postulat dieser Auffassung ist sie nicht. Haben wir doch auch, und wohl nicht mit Unrecht, die Blastostyle der Campanulariden und Sertulariden für Personen erklärt, auch wenn sie tentakel- und mundlos waren und auch nicht aus vollständigen Hydranthen durch ontogenetische Rückbildung entstanden.

Was ich durch diese Erörterung im voraus zeigen wollte, ist nur dieses, daß sich aus den histologisch-ontogenetischen Befunden zur Zeit nichts über die Personennatur der Nematophoren aussagen läßt.

Inwieweit dieses vom tektonischen Standpunkte aus möglich sein wird, soll die spezielle Betrachtung darlegen.

Vorstehendes nur zur Rechtfertigung der Aufnahme der Nematophoren in unseren Betrachtungskreis.

Vom Aufbau der Corbula wollen wir, wie gesagt, aus Gründen, die im ersten Teile unserer Arbeit dargelegt sind, ganz absehen, ebenso soll uns das Gonangium der übrigen Formen nur als Ganzes, seinem Anheftungspunkt nach, interessieren.

Auf einige Punkte wird es vor Beginn unserer speziellen Betrachtung nicht überflüssig sein, noch mit wenigen Worten hinzuweisen.

Ich habe eine andere Methode der Darstellung gewählt — man könnte sie die vergleichend — blastologische nennen — im Gegensatz zur systematischen Aufzählung im ersten Teil, einmal dá die Verhältnisse hier durchsichtiger liegen als bei Formen, wie Thujaria etc., dann auch, weil die wichtigsten Prinzipien der

Stockbildung, dort ausführlich erläutert, hier in ähnlicher Weise in Geltung treten; es wird so eine größere Kürze der Behandlung, wie sie mit vergleichenden Darstellungsmethoden verbunden ist, möglich werden.

Die für unseren Zweck meist unwichtigen Einschnitte der Hülle, die Verhältnisse an der Stockspitze, eine wertvolle Hilfe für die Untersuchung, ferner physiologische (z. B. das allmähliche Absterben der Stöcke von unten nach oben, die Verkümmerung gonangientragender Personen) und ökologische Erscheinungen werden keine Erwähnung im Folgenden finden.

Die Erforschung des Wachstumsgesetzes ist unsere Aufgabe. Dieses habe ich, wie ich glaube, genugsam definiert [1]).

Plumularia und Aglaophenia.

Untersucht wurden: Plumularia obliqua SAUNDERS (Lesina), secundaria KIRCHP. (Lesina, Plymouth), halcioides ADLER (Lesina, Plymouth), echinulata LAMARCK (Neapel), pinnata L. (Plymouth), setacea ELLIS (Helgoland, Plymouth), Catharina JOHNSTON var. alternans [2]) (Lesina), fructescens ELLIS und SOL. (Plymouth),

1) S. ersten Teil der Arbeit, sowie meinen Aufsatz: „Heliotropismus bei Hydroidpolypen", Zool. Jahrbücher, Abt. f. Syst. Bd. V, 1890.

2) Diese auf Lesina von mir erbeutete Form habe ich nicht mit Sicherheit zu bestimmen vermocht. Die Form der Hydranthen, sowie die charakteristischen sehr schrägen Chitineinschnitte hat sie mit Pl. Catharina et secundaria (vergl. unten) gemeinsam. Ebenso die Hauptstammhydranthen, die bei Pl. Catharina doch wohl vorkommen werden, obwohl sie weder irgendwo deutlich gezeichnet sind, noch auch mir die Form zugänglich war. Differieren würde meine Varietät dann von der genannten Spezies außer durch die wohl nicht sehr wesentliche Alternation der Hydrocladien durch die in der Einzahl vorhandenen Zwischengliednematophoren; bisweilen habe ich jedoch deren zwei beobachtet, was ebenso wie das einmal gesehene Vorkommen gegenständiger Zweige diese beiden Differenzen wohl recht geringfügig erscheinen läßt. Ohne irgendwie eine definitive Ansicht über den systematischen Wert meiner Form äußern zu wollen, werde ich sie der Kürze halber im Folgenden als Pl. v. alternans citieren. Am Hauptstamm finden sich zwischen je zwei Personen mit ihren Adnexen zwei nahezu gegenständige Nematophoren.

Aglaophenia pluma LMX. (Triest, Lesina), octodonta KIRCHP. (Neapel), Kirchenpaueri KIRCHP. (Neapel), elongata KIRCHP. (Neapel), tubulifera HINCKS (Plymouth), sowie zwei nicht mit voller Sicherheit bestimmte Arten aus Honolulu (perforata? ALLMAN) und dem Kap der guten Hoffnung (chalarocarpa? A.); von der Untergattung Macrorhynchia: A. Savigniana KIRCHP. (Tur) et philippina KIRCHP. (Philippinen); von Lytocarpia: A. myriophyllum LMX. (Neapel); von Pachyrhynchia: A. Mac Gillivrayi BUSK.

Sämtliche untersuchte Spezies von Aglaophenia zeigen das gleiche Verhalten und werden dementsprechend citiert werden.

Wir wollen zunächst von den Nematophoren vollständig absehen und nur die gegenseitigen Lagebeziehungen der Hydranthen ins Auge fassen. Allem vorausgeschickt sei die Bemerkung, daß die Stöcke der Plumulariden sich sämtlich nach dem cymösen Wachstumstypus aufbauen, wie diejenigen der Campanulariden und Sertulariden.

a) Die primäre Knospenfolge: der Hauptstamm.

Bei Plumularia obliqua und secundaria[1]) ist der Hauptstamm gleichzeitig der ganze Stock, d. h. es kommt keine Sekundärknospenbildung — von den Gonangien abgesehen — vor.

Das Sympodium ersterer ist ein Fächel, das letzterer eine Sichel. Es schließen sich an jene in ihrer primären Knospenfolge an die Formen: Plumularia halecioides, echinulata, pinnata, setacea, fructescens, sowie die gesamte Gattung Aglaophenia[2]), an diese Plumularia v. alternans und wohl — ich konnte diese Form nicht selbst untersuchen — die typische P. Catharina.

Junge Exemplare von z. B. P. setacea sind solchen von obliqua zum Verwechseln ähnlich.

Es würde sich also, um von den Sichelstöcken abzusehen, P. obliqua verhalten wie unter den Campanulariden etwa Obelia geniculata u. a., die selten oder nie Sekundärknospen produzieren.

Da wir für die Nematophoren nun einen monophyletischen Ursprung wohl als das Wahrscheinlichste annehmen dürfen, sich ferner, wie sogleich gezeigt werden wird, das Seitenzweigsystem

1) Nach HINCKS eine Varietät der P. Catharina JOHNSTON.

2) Mit Sicherheit behaupte ich dieses natürlich nur für die von mir geprüften Formen, doch dürften sich die übrigen anschließen.

der Plumulariden wesentlich von dem der Campanulariden unterscheidet, also nicht auf dieses bezogen werden kann, so werden wir mit gutem Grunde Pl. obliqua (und secundaria) für wirklich ursprüngliche, nicht für reduzierte Formen halten, die von einfachen d. h. nur aus einem Hauptstamm bestehenden Campanularien abzuleiten sind; im Lauf der weiteren Entwickelung haben sich dann die Plumulariden ihr Seitenzweigsystem selbständig erworben.

Zur besseren Orientierung sei dies hier vorausgeschickt, wir kommen auf phylogenetische Fragen später noch einmal zurück.

b) Die sekundäre Knospenfolge.

α. Das normale Verhalten.

Bei den Campanulariden und Sertulariden war die Sekundärknospe der Ausgang eines Astes — des Seitenzweiges n^{ter} Ordnung —, der sich nach dem Schema seines Mutterastes aufbaute und selbst durch Sekundärknospenproduktion einem gleichgebauten Tochteraste den Ursprung geben konnte. Unwesentliche, doch nicht prinzipielle Differenzen im Aufbau von Hauptast und Seitensystem lagen bei komplizierten Formen zwar vor.

Bei den Plumulariden sind mit wenigen Ausnahmen Hauptstamm und Seitenzweige fundamental verschieden aufgebaut und letztere, abgesehen von wenigen nachher speziell zu betrachtenden Fällen, nie höherer als erster Ordnung: sie sind eben die Pinnulae oder Hydrocladien.

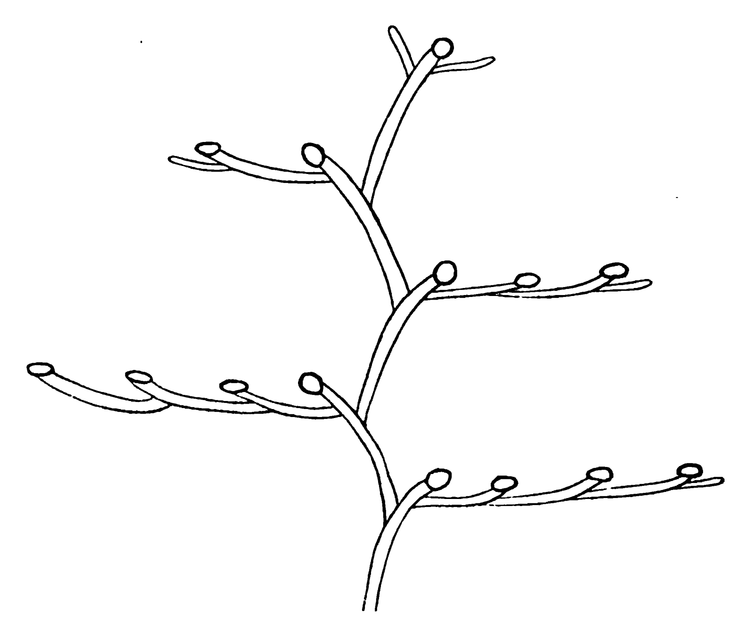
Wir betrachten zunächst die an P. obliqua sich anschließenden Formen.

Die erste Person am Hydrocladium ist natürlich eine Primärknospe. An dieser entsteht vis-à-vis ihrer primären Knospe (also wie bei Sertularella), doch weiter distal, am freien Stiele, die sekundäre Person. Die Mutter wandte ihr Köpfchen nach oben, die Tochter nun thut es auch, und indem sie an der unteren ihrerseits eine Knospe (ihre Primärknospe) erzeugte und dieser Prozeß sich fortsetzt, wird das Hydrocladium zu einer Sichel.

Dieses sind ja oft gesehene, wenn auch nie eingehend analysierte Verhältnisse; Fig. 1 giebt eine Skizze davon.

Jede Person der primären Reihe ist zur Erzeugung sekundärer Knospen befähigt, woraus sich ohne weiteres die strenge Alternation der Hydrocladien ableitet.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei P. v. alternans, die sich, wie wir sahen, bezüglich der Primärknospenbildung an



Figur 1.
Schema einer typischen Plumularia.

P. secundaria anschließt. Eine einfache Überlegung zeigt schon, daß hier, wo die primären Personen in einer statt in zwei Reihen an der scheinbaren Achse angeordnet sind, die Bildung der typischen Fieder, die doch hier wie dort das Resultat der Erzeugung sekundärer Knospen ist, in wesentlich anderer Weise vor sich gehen muß. Die Personen der primären Reihe liegen hier nicht zu beiden Seiten der Mediane des ganzen Stockes, wie dort, sondern in derselben; daher können sie nicht in die Hydrocladienbildung eingezogen werden. Oberflächlich betrachtet, sind hier Hauptstamm und Seitenäste mit Personen besetzt, was bei der Obliqua-Gruppe nur für letztere gilt.

Denken wir uns einen Stock von P. v. alternans so aufgestellt, daß die Personen des Hauptstammes uns zugewendet sind, der Stamm uns also eine Ebene zuwendet, so gehen abwechselnd rechts und links, in dem unteren Stockteil jedoch bisweilen an beiden Seiten derselben Person Sekundärknospen ab, und zwar,

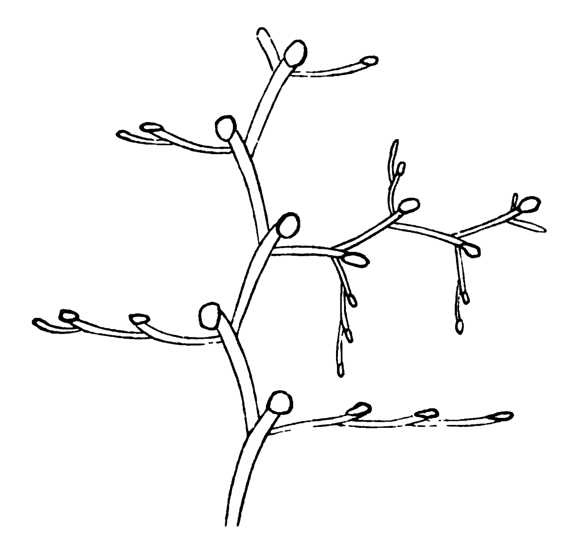
wie eine genaue Betrachtung ergiebt, unmittelbar am Beginn des freien Stieles jedes Hauptstammpolypen d. h. dicht über der Ursprungsstelle der Primärknospe, wie es das gewöhnliche Verhalten bei fast allen beschriebenen Formen ist.

β. Bildung neuer Hauptstämme. Seitenzweige höherer Ordnung.

Nach dem, was über die grundsätzliche Verschiedenheit zwischen Haupt- und Seitenstamm gesagt ist, ist es klar, daß, wenn, wie hier vorausgesetzt, die Bildung eines neuen Hauptstammes, d. h. eines nach dem Typus des wahren Hauptstammes aufgebauten Astes, durch sekundäre Knospen zustande kommen soll, eine bedeutende Modifikation in der Bildungsweise letzterer auftreten muß. Diese Modifikation habe ich bei P. fructescens beobachtet; wie man wohl mit ziemlicher Sicherheit aus entsprechenden Figuren bei Hincks schließen darf, kommt sie auch bei P. halecioides vor. Es ist eine Eigentümlichkeit der P. fructescens, daß die Personen der primären Folge sehr kurze freie Stiele besitzen, vielmehr, ähnlich wie die Kelche der Sertulariden, der Scheinachse dicht ansitzen. Einen grundsätzlichen Gegensatz bezüglich des Verhältnisses derselben zu den normalen Hydrocladien bedingt das ja nicht; wie sonst sind die Primärpersonen die ersten Hydranthen auf der Scheinachse letzterer; bei oberflächlicher Betrachtung ist jedoch wegen der geschilderten Eigenart der Habitus ein anderer. Ich erwähne dieses, um Mißdeutungen vorzubeugen und das Verständnis des Folgenden zu erleichtern. Das zur Bildung neuer Hauptstämme führende abnorme sekundäre Knospungsverhalten besteht nämlich darin, daß die normal gebildete Sekundärknospe sich nicht nach oben, sondern nach unten wendet, also nach oben ihre Primärknospe abgiebt und so fort. So wird der Seitenzweig zu einem Fächel, und gerade wegen des geschilderten Verhaltens der Hydranthen an dem Fächelsympodium wird die Übereinstimmung mit dem Knospungsmodus der Sertularella eine vollkommene (Fig. 2).

An dem neuen Hauptstamm — der übrigens nicht gerade häufig, und an demselben Stock nicht öfter als 2—3mal gebildet zu werden scheint — entstehen nun durch an die Sekundärknospenbildung sich anschließende Sichelknospung die typischen Hydrocladien. Sind also in diesem Falle Seitenzweige zweiter Ordnung.

Bildung von Seitenzweigen zweiter Ordnung habe ich einmal ferner bei P. v. alternans beobachtet; da jedoch hier, wie geschildert, Hauptstamm und Seitenzweige erster Ordnung in ihrem Auf-



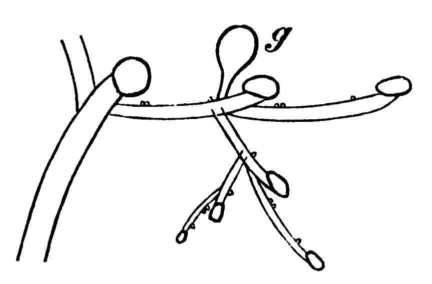
Figur 2.
Fächel- statt Sichelbildung am Seitenzweig erster Ordnung („neuer Hauptstamm").

bau — bis auf die Nematophoren — übereinstimmen, sofern beide Sichelsympodien sind, so liegt das Anormale der Erscheinung nicht in ihrem morphologischen Charakter, sondern nur in ihrem Vorhandensein an und für sich.

An letzterwähntes Vorkommnis schließt sich morphologisch die Bildung eigenartiger für P. fructescens charakteristischer Zweiglein an, welche die Einebnigkeit dieser Spezies stören, indem die durch sie und den Mutterzweig (eine normale Pinnula) gelegte Ebene senkrecht auf der Hauptebene steht.

Zunächst die äußere Erscheinung: dicht vor dem zweiten Hydrocladhydranthen (also der Sekundärknospe), zwischen ihm und der vorhergehenden Einzelnematophore, erhebt sich ein normales Sichelsympodium, und an diesem selbst kann — wahrscheinlich, stets an der der Basis der Pinnula zugewandten Seite — nochmals ein ähnliches Gebilde, wie es scheint, stets am ersten Hydranthen, also der Sekundärknospe der Pinnula seinen Ursprung nehmen. Es sei gleich erwähnt, daß die Hydranthen, die diesen

Gebilden den Ursprung geben, gleichzeitig Gonangien tragen können (Fig. 3).



Figur 3.

Seitenzweiglein zweiter und dritter Ordnung und Gonangien (*g*), sowie Nematophoren von Plumularia fructescens. Die paarigen Nematophoren sind hinter- statt nebeneinander gezeichnet.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß wir hier sekundäre Knospenbildung an der Pinnula vor uns haben, die mit derjenigen am Hauptstamm der P. v. alternans nahezu übereinstimmt. Wir sehen in diesen Gebilden also Seitenzweige zweiter, ja dritter Ordnung.

Mit den erwähnten neuen Hauptstämmen der P. fructescens dürfen diese Gebilde nicht verwechselt werden. Ihre Wertigkeit (Seitenzweige zweiter Ordnung) ist ja dieselbe, ihr morphologischer Aufbau aber nicht. Übrigens ist auch schon der äußere Habitus beider Zweigarten ein durchaus anderer, zumal, wie erwähnt, letztgenannte Bildungen stets nur unten am zweiten Hydranthen eines Hydrocladium ihren Ursprung nehmen, daher mit ihrem Mutterzweig zusammen ein spärliches Gebilde darstellen im Gegensatz zu den vollen, kräftigen, neuen Hauptstämmen.

Anhangsweise sei hier einer Erscheinung kurz gedacht, die mir mehrere in Helgoland gesammelte Exemplare von Pl. setacea darboten. Aus den Öffnungen eines starken Stammes dieser Spezies wuchsen äußerst zarte vollständige Stöcke (d. h. Fächelsympodien mit Sichelsympodien als Pinnulae) heraus. Möglich, daß diese Spezies im Winter bis auf den Hauptstamm abstirbt, und im nächsten Frühjahr dieser aus jeder seiner Öffnungen zu knospen beginnt, unabhängig von der verschiedenen Wertigkeit derselben (nur das oberste Loch ist ja der Ort für ein Fächelsympodium), gleichsam die Bildung eines neuen Stockes beginnend. Möglich aber auch, daß die verschiedenen dem alten Stamme

ansitzenden Stöckchen nur in Stolonenverbindung standen und die Stolonen zufällig einen abgestorbenen alten Stamm durchzogen hatten, wie sie solche so oft überziehen. Wie dem auch sei, jedenfalls hat die beschriebene Bildung mit der Bildung neuer Hauptstämme bei P. fructescens etc. wenig oder nichts zu thun.

c) Tertiäre Knospen.

Das Vorkommen gegenständiger Seitenzweige bei P. v. alternans beruht darauf, daß drei Knospen von einem Hydranthen der primären Reihe abgegeben werden, man wird hier aber besser von zwei Sekundärknospen reden.

Aglaophenia ist es, die uns in diesem Kapitel interessiert, und zwar eine auch von Hincks abgebildete Varietät der A. pluma, die ich auf Lesina in ungeheurer Häufigkeit antraf, sowie unter den von mir studierten Formen A. Savigniana, myriophyllum, philippina und Mac Gillivrayi. Ich bemerke gleich hier, daß die vier letztgenannten Formen ihres Erhaltungszustandes wegen einen definitiven Schluß nicht gestatteten; für die drei ersten von ihnen kann ich immerhin mit sehr großer Sicherheit das Gleiche wie von A. pluma behaupten. Bei A. Mac Gillivrayi dürfte vielleicht eine andere Auffassung die richtige sein; hierüber später Näheres.

Ein normaler Aglaophenienhauptstamm mit seinen Pinnulae weicht in seinem Aufbau, wie gesagt, prinzipiell nicht von einer typischen Plumularie ab. Ein äußerlicher Unterschied ist jedoch vorhanden: die Hydrocladien beider Seiten der Feder entspringen nicht aus entgegengesetzten Linien der Cylinderfläche, sondern einander etwas genähert. Beide Linien teilen die Cylinderoberfläche etwa im Verhältnis 1:3. Der Unterschied wird noch ausgeprägter dadurch, daß die Nematophoren, wovon später, sämtlich in dem nahezu rechtwinkligen Teile der Achse angebracht sind.

Es folgt aus Gesagtem, daß ein einfacher Aglaophenienstock nicht streng eine Ebene bildet.

Die Personen ferner sind sämtlich ein wenig in den spitzwinkligen Raum hineingewandt [1]).

So viel zur Orientierung.

---

1) Hiermit und durch die entsprechende Bemerkung über P. fructescens im vorigen Kapitel ist zugleich alles, was über die im übrigen klar zu Tage liegenden Ebenenverhältnisse der Plumulariden der speziellen Erwähnung wert ist, erledigt.

Unsere A. pluma-Varietät ist nun durch eine scheinbare Bifurkation der Hauptachse ausgezeichnet, also auch hier entstehen neue Hauptstämme; und zwar bleibt es nicht bei einer Dichotomie, sondern dieselbe kann sich mehrere Male wiederholen.

Daß nun keine wirkliche Dichotomie vorliegt, an sich schon überaus unwahrscheinlich, wird auch auf den ersten Blick durch das Hineinragen einer Pinnula in den von beiden neuen Stämmen gebildeten Raum angezeigt.

Letztere könnte den Anschein eines Dichasiums erwecken. Auch das Vorhandensein eines solchen wird uns jedoch, nachdem wir im Hauptstamm der Aglaophenia ein Fächelsympodium kennen lernten, als durchaus unwahrscheinlich vorkommen.

Bei näherem Zusehen erhellt es denn auch ohne weiteres, daß hier die Bildung eines neuen Hauptstammes auf ganz andere Weise vor sich geht, daß dieselbe in einen scharfen Gegensatz tritt zu allen bisher besprochenen Bildungen.

Die Teilung des Hauptstammes in zwei gleichwertige Stämme ist nur scheinbar; in Wirklichkeit sind beide Teile subordiniert; die Bildung des neuen Hauptstammes beruht auf der Entstehung einer tertiären Knospe an einem Polypen des Hauptsympodiums, verbunden mit einer Richtungsänderung im Wachstum des letzteren.

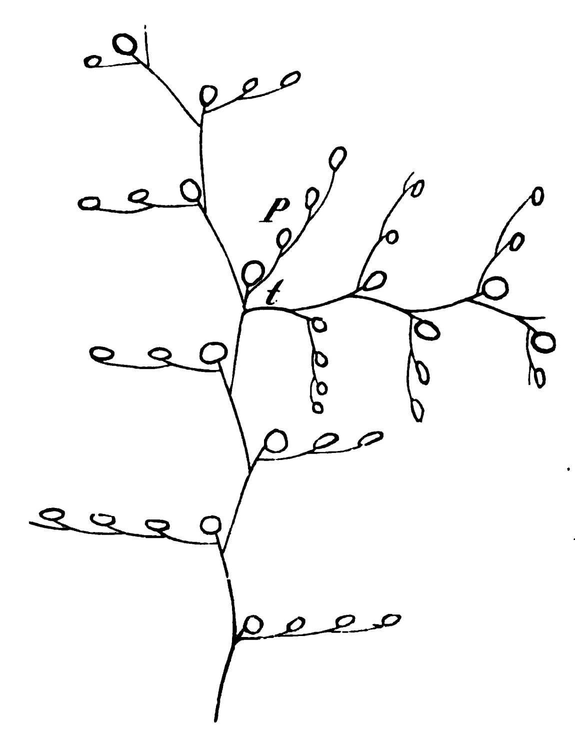
Erinnern wir uns des oben über die Ebenenverhältnisse eines einfachen Aglaophenia-Stockes Gesagten; nennen wir im Folgenden der Bequemlichkeit wegen diejenige Seite, nach der sich alle Hydranthen hinneigen: „vorn“.

Ein Polyp der primären Reihe giebt unterhalb des Ursprungsortes seiner primären Tochterknospe eine nach vorn unten gerichtete tertiäre Knospe ab, die, ihrerseits nach oben die erste Primärknospe treibend, die Grundlage des neuen Hauptstammes wird. Hieraus ergiebt sich zugleich, daß die erste Pinnula des letzteren stets nach unten vorn gerichtet ist (Fig. 4).

Die Ebenen der Ursprungspunkte der primären Knospen am Mutter- und Tochter-Hauptstamm stehen nahezu senkrecht aufeinander.

Wie schon gesagt, ändert der alte Hauptstamm seine Wachstumsrichtung; die Pinnula, welche dem primären Polypen zugehört, dem auch der neue Hauptstamm sein Dasein verdankt, wird hierdurch die scheinbare Verlängerung der alten Achse. Ihre Ebenenverhältnisse behält aber die letztere mit ihren Pinnulis durch den ganzen komplexen Stock hindurch bei.

Dieses ist wichtig, da hieran der alte Hauptstamm immer als solcher zu erkennen ist. Nach einer Zeit nämlich giebt ein Polyp der anderen Seite des Hauptsympodiums eine tertiäre Knospe



Figur 4.
Tertiäre Knospenbildung bei Aglaophenia. *t* tertiäre Knospe. *P* Pinnula, welche scheinbar die alte Achse fortsetzt.

ab, und so fort in strenger Alternation. Ferner beginnen die neuen Hauptstämme in gleicher Weise die Bildung von Tochterhauptstämmen, die man tertiäre Äste zweiter Ordnung nennen könnte.

Es hat sich uns also die scheinbar durch Dichotomie entstandene Varietät von Aglaophenia pluma dargestellt als ein normaler Stock (Hauptstamm + Pinnulae), der alternierenden tertiären Ästen den Ursprung giebt.

Richtungsänderung einerseits, Gleichheit der Wachstumsgeschwindigkeit von Hauptstamm und tertiären Ästen andererseits

sind es, die den eigentümlichen Habitus der vorstehend analysierten Varietät bedingen.

Was die oben erwähnte A. Mac Gillivrayi anbelangt, so besitzt ein Stock dieser Form durch seine scheinbar gegenständigen neuen Hauptstämme ein charakteristisches Gepräge (vergl. ALLMAN's Abbildung in den Challenger-Plumulariden). Die Gegenständigkeit ist, wie gesagt, scheinbar: zwei aufeinander folgende Polypen der primären Reihe geben allemal dem neuen Hauptstammpaar den Ursprung; diese alternieren also. Ob die neuen Hauptstämme hier durch tertiäre Knospen oder, wie Pl. fructescens, durch anormale Prolifikation der Sekundärknospen zustande kommen, konnte ich leider nicht entscheiden; ersteres dürfte wahrscheinlicher sein.

d) Die Gonangien.

Über Aglaophenia sei hier nur so viel gesagt, daß das zur Corbula gewordene oder in anderer Weise modifizierte (Lytocarpia, Macrorhynchia) Geschlechtshydrocladium stets proximal einen normalen Hydranthen trägt, was nach unseren vorhergehenden Betrachtungen selbstverständlich ist, sowie daß die Ausbildung der Corbula oft sehr spät erfolgt, erst an Stöcken von beträchtlichen Dimensionen; häufig findet man Stöcke, an denen dort, wo später Corbulae entstehen werden, scheinbar ein Hydrocladium fehlt.

Über Aufbau und Wert der Corbula wollen wir hier weder Beobachtungen mitteilen, noch Vermutungen äußern. Mit einigen Worten kommen wir im Schlußabschnitt darauf zurück.

Ich habe Gonangien leider nur bei P. secundaria, echinulata, setacea et fructescens studieren können. Aus den vorliegenden Abbildungen läßt sich über ihre Stellung nichts mit einiger Sicherheit entnehmen. Die üblichen Habitusbilder sind zu undeutlich, und außer auf diesen pflegen die Gonangien nur im Verein mit der unmittelbaren Umgebung ihres Anheftungspunktes dargestellt zu sein.

Bei P. secundaria inserieren die Gonangien an der vorderen Seite (d. h. derjenigen Seite des Sympodiums, der die Hydranthen ansitzen) unterhalb des Hydranthen, zwischen ihm und der Einzelnematophore; ebenso dürften sich (HINCKS) die Gonangien an den Pinnulae der P. Catharina verhalten. — Am Gonangium sitzt in beiden Fällen ein proximales Nematophorenpaar.

Entsprechend ist auch bei P. fructescens an beliebigen Stellen der Pinnulae die Stellung der Geschlechtskapseln.

Bei Pl. echinulata und setacea, denen sich (nach HINCKS) wohl Pl. pinnata anschließt, haben die Gonangien eine Stellung, die mit derjenigen, die wir bei Campanulariden beobachteten, eine große Übereinstimmung zeigt.

Sie stehen vorn oder hinten (oft bei einem Stock alle an derselben Seite) am Beginn des freien Hydrocladiums, scheinbar in der Achsel desselben; erinnern wir uns nun daran, daß der erste Polyp des Hydroclads ja der Polyp der primären Reihe ist, so würde sich ihr Standort folgendermaßen darstellen: am freien Stiel der Primärknospe, um etwa 90° der Cylinderfläche vom Ursprungsort der primären Tochterknospe entfernt.

Bei P. echinulata scheint die untere, bei P. pinnata und setacea die mittlere Stammregion besonders durch Gonangienproduktion ausgezeichnet zu sein: sie stehen hier bisweilen so dicht — und zwar, wie gesagt, oft alle an einer Seite — daß sie den Stamm völlig verdecken. Bei P. echinulata finden sich am unteren Stammteil, dessen Hydranthen oft abgestorben sind, bisweilen weit mehr Gonangien als abgestorbene Theken; es scheint hier der Stamm, also die Stiele der primären Knospen die Fähigkeit zu besitzen, in unbestimmter Anzahl Gonangien zu produzieren. Ich erinnere an das Vorkommen mehrerer Sekundärknospen bei Obelia gelatinosa und anderen.

Wir haben bei Campanulariden die Gonangien für Sekundärknospen erklärt; sie nahmen deren Stelle ein; bei derjenigen Modifikation des Sertularellatypus, die wir in bezug auf die Hydranthenknospung als Ausgangspunkte nahmen, also für ursprünglich erklärten, hatten die Gonangien schon einen anderen, scharf ausgeprägten Platz im Stockganzen inne als die sekundären Hydranthen, sie waren schon hier zu Knospen besonderer Art geworden.

Bei Plumularien ist diese Differenz noch größer geworden; an Stelle oder für eine Sekundärknospe stehen hier die Gonangien in keinem Fall. Für die Bildungen vom Typus der P. setacea bedarf das keiner Erläuterung. An den Seitenzweigen der P. Catharina scheinen sie (nach HINCKS) überhaupt die einzigen nicht primären Gebilde zu sein, welche die Seitenzweige produzieren; sie hier sekundäre Knospen der Seitenzweige zu nennen, stünde nichts im Wege, wäre aber ohne Bedeutung. An den Pinnulae der P. fructescens haben sie einen anderen Stand als die dort vorkommenden sekundären Hydranthen und kommen, wie gesagt,

sogar mit ihnen zugleich am selben Polypen des Seitenzweiges erster Ordnung vor (Figur 3).

Aus Gesagtem erhellt, daß eine Benennung der Plumulariden-gonangien als Knospen irgend welcher Ordnung und eine Parallelisierung mit normalen Hydranthen, nur ein Wortspiel wäre. Mag man sie Gonangialknospen nennen, ohne hiermit die morphologische Gleichwertigkeit aller zu behaupten. Hiervon noch später.

e) Zusammengesetzte Stämme.

Die zusammengesetzten Hauptstämme, die sich bei P. fructescens und halecioides, sowie bei den nicht zu Calathophora gehörigen Aglaophenien meines Materials finden, sind ganz wie diejenigen der Obelia gelatinosa und einiger Haleciumarten durch aus dem Stolonenkomplex heraufgewucherte Röhren gebildet und bedürfen daher keiner weiteren Erwähnung.

Bei genannten Aglaophenien liegt der proliferierende eigentliche Hauptstamm den zahlreichen Verstärkungsröhren einseitig an. — Die verschiedenen Mißdeutungen dieses Verhaltens aufzuzählen, hat keinen Zweck. — Von Interesse sind die von ALLMAN geschilderten Verbindungen der Verstärkungsröhren bei A. coarctata (Challenger).

Wir sehen also in diesen zusammengesetzten Stämmen wesentlich andere Gebilde vor uns, als es die Stämme der Campanularia verticillata und, vorausgreifend sei es bemerkt, diejenigen der Gattung Antennularia LAMARCK sind. Letztgenannte, ebenso interessant wie kompliziert gebaute Gattung, die man in diesem Abschnitt meiner Studien vielleicht vermißt haben wird, hoffe ich später einmal einer eingehenden ontogenetischen Erforschung unterziehen zu können; ohne eine solche dürfte ein sicherer Einblick in ihre Tektonik schwer zu gewinnen sein.

f) Übersicht über a—e.

Einige erläuternde Worte mögen der nachstehenden Tabelle vorausgehen. Die dem Hauptstamm, der primären Knospenfolge, ansitzenden Zweige können gleichwertig oder ungleichwertig sein. Die Ungleichwertigkeit kann bedingt sein durch Verschiedenheit des Ursprungs (die einen gehen von sekundären, die anderen von tertiären Knospen aus) oder bei gleicher Art des Ursprungs (alle sekundär) durch Verschiedenheit der Knospenfolge. Dasselbe gilt natürlich für das Verhältnis aller Seitenzweige höherer zu denen

nächst niederer Ordnung. *S* bedeutet Sichel, *F* Fächel, *s* sekundär, *t* tertiär.

Tabelle.

	Haupt-stamm	Seitenzweige				
		I. O.	II. O.	III. O.	IV. O.	V. O.
P. setacea pinnata echinulata similis	*F*	*s S*	—	—	—	—
halecioides	*F* <	*s S* *s F*[a]) . . .	. . . *s S*	—	—	—
v. alternans (Catharina?)	*S*	(2) c) *s S*	c) (*s S*)	—	—	—
fructescens b)	*F* <	*s S* . . . . . . *s F*[a]) <	. . . *s S* *s S* . . . . . . *s F*[a]) <	. . . *s S* *s S* . . . . . . *s F*[a]) . . .	. . . *s S* . . . *s S*	. . . . *s S*
Aglaophenia	*F* <	*s S* *t F*[a]) <	*s S* *t F*[a]) <	*S* *t F*[a])	u. s. f.	

a) Bildung neuer Hauptstämme.
b) Die eigenen Beobachtungen nach einer Figur bei HINCKS vervollständigt.
c) Die Klammern deuten seltenes Vorkommen an.

B. Die Nematophoren.

Wie in der Einleitung bemerkt, wird es sich in diesem Abschnitt vorwiegend darum handeln, die Frage nach der Personennatur der Nematophoren vom tektonischen Standpunkt aus zu beleuchten. Es wäre meiner Meinung nach gar kein Zweifel an der Bejahung dieser Frage, wenn sämtliche Nematophoren so angeordnet wären, daß sie sich dem Wachstumsschema ihrer Achse ohne weiteres einordneten. Das ist jedoch durchaus nicht immer der Fall.

P. halecioïdes, echinulata, pinnata und similis tragen nur auf den Hydrocladien Nematophoren, zwischen die Hydranthen, einreihig wie diese geordnet, in wechselnder Zahl eingeschaltet. (Das Verhältnis der Nematophoren und Hydranthen zu den Skeletteinschnitten geht uns bekanntlich nichts an.)

Hier reihen sich die Nematophoren ohne weiteres dem Wachstumsschema des Stockes ein; nur würde der erste Hydranth nicht die erste, sondern die dritte Person der Pinnula sein (vergl. wie auch zum folgenden die Figuren bei Hincks).

Bei P. fructescens gilt dasselbe von den am Hauptstamm befindlichen Nematophoren, deren je zwei zwischen zwei abgehenden Hydrocladien sitzen. Indem abwechselnd die untere dieser zwei Nematophoren rechts oder links steht, wird die Fächelbildung durchaus nicht gestört.

Hiermit sind aber durchaus nicht alle Stellungsverhältnisse der Nematophoren abgethan. Zunächst bleiben die paarigen Nematophoren an den Hydroladien sowie bei P. secundaria und V. alternans auch am Hauptstamm. Sie durch Verschiebung aus normaler Sichelsprossung hervorgehen zu lassen, scheint mir durchaus unmöglich; aus Fächelbildung wären sie ebenso wie mein Diphasiatypus ableitbar, doch wäre es sehr gewagt, den Nematophoren zu Liebe eine solche an gewissen Stellen des Hydroclads anzunehmen.

Fast noch größere Schwierigkeit bereiten die Stammnematophoren von Aglaophenia, Pl. setacea und obliqua. Bei ersterer stehen sie scheinbar in einer geraden Linie an der vorderen Stockseite, fast stets 2 zwischen zwei abgehenden Hydrocladien[1]. Man könnte allenfalls dieses Verhalten aus dem bei P. fructescens beobachteten abzuleiten versuchen; ist, was bisweilen der Fall, eine geringe Seitenstellung der Nematophoren wahrzunehmen, so deutet dieselbe freilich mehr auf dasjenige Verhalten hin, welches bei Alternanz eines Hydranthen mit 2 Nematophoren, deren unterste abwechselnd rechts oder links steht, auch möglich ist, daß nämlich allemal aufeinanderfolgende 3 Gebilde — ein Hydranth in der Mitte zweier Nematophoren — nach derselben Seite schauend, entstanden durch Abwechslung zweier Sichel- mit einer Fächelknospung.

Bei P. setacea und obliqua befindet sich zwischen 2 abgehenden Hydrocladien eine Nematophore. Da erstere alternieren,

1) Bei A. myriophyllum 4 in ausgeprägt gerader Linie.

so ist klar, daß dadurch die Alternation gestört werden muß, was auch geschieht, indem die Nematophoren stets an derselben Seite wie der nächst untere Seitenast sich befindet. Würden wir die Nematophoren auf Hydranthen zurückzuführen versuchen, so würde beim Aufbau des Hauptstammes eine Fächelknospung mit einer Sichelknospung fortwährend abwechseln.

Fig. 5 stellt alle geschilderten Nematophorenverhältnisse schematisch dar.

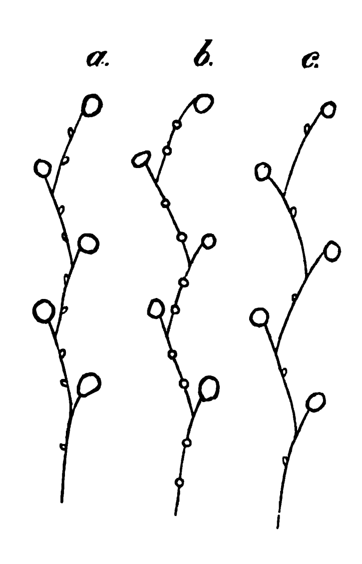


Fig. 5.
Die Hauptstammnematophoren von a) Pl. fructescens, b) Aglaophenia, c) Pl. setacea.

Wie nun steht es angesichts dieser Thatsachen mit der Personennatur der fraglichen Gebilde. Histologie und Ontogenie sprechen, wie wir glauben und bereits erwähnten, weder für noch wider dieselbe.

Wollen wir sie trotz der beschriebenen Verhältnisse ihrer Stellung als Personen ansprechen, so müßten wir der Theorie zu Liebe eine äußerst komplizierte und noch dazu verschiedenartige Veränderung der bei Campanulariden und Sertulariden, von denen die Plumulariden doch wohl abstammen, so sehr konstanten primären Knospenfolge annehmen. Wir würden wohl gar dazu geführt, P. setacea und obliqua einerseits, P. halecioïdes etc. und P. fructescens andererseits und Aglaophenia drittens für nicht verwandt zu halten, vielmehr anzunehmen, daß sie von verschiedenen Campanulariden oder Sertulariden abstammen und sich später selbständig und unabhängig voneinander die Nematophoren erwarben. Dieser ungeheuerlichen Annahme, die mir eine Konsequenz der Personentheorie zu sein scheint, wird wohl keiner zustimmen.

Bei Ophiodes sowie bei Eudendrium racemosum sind bekanntlich Bildungen beschrieben worden, die mit Nematophoren eine gewisse Ähnlichkeit besitzen. Weismann ist nun zwar der Ansicht, daß diese Organe bei Eudendrium als reduzierte Personen zu deuten seien. Namentlich aber wegen des Ursprungsortes dieser Gebilde,

der durchaus nicht mit dem der Polypen dieser Form am Mutterpolypen übereinstimmt, scheint mir diese Annahme nicht begründet.

Fassen wir also die fraglichen Gebilde bei Ophiodes und Eudendrium nicht als Personen auf, wie wir auch die Nematophoren der Plumulariden nicht als Personen aufzufassen geneigt sind, so bleibt nur die so sehr regelmäßige Verteilung letzterer am Stock einer Erklärung bedürftig. Ungezwungen dürfte sich als solche die gesetzmäßige Form des Stockganzen darbieten, welche die anfangs regellosen Nematophoren solchen Lagen anbequemte, in denen sie dieses Ganze am besten zu schützen geeignet waren.

Die Stellung der Nematophoren an den Pinnulae von P. halecioïdes, pinnata, echinulata und similis, die, wie wir sahen, ja auch als Sichel erklärbar wäre und keinen Einwand gegen die bekämpfte Auffassung bildet, wäre demnach dadurch bedingt, daß nur diejenige Seite der Pinnula, welche die freien Hydranthenköpfchen trägt, des Schutzes bedürftig ist, während die Rückseite ja ihr Skelett schützt.

Daß bei P. setacea und obliqua die Stammnematophoren an der Seite des nächst unteren und nicht des nächst oberen Hydrocladiums sitzen, also so angebracht sind, daß sie die freie Oberseite eines Hydroclads bestreichen können, daß bei Aglaophenia die Nematophoren sich in dem engen Raum finden, dem sich alle Personen zuneigen, erklärt sich aus ähnlichen Gründen.

Ich hoffe die Auffassung der Nematophoren als Personen durch Vorstehendes, wenn auch nicht völlig widerlegt, so doch als wenig wahrscheinlich nachgewiesen zu haben.

Aus den Abbildungen in der vorhandenen Litteratur können wir hinsichtlich der Tektonik der Plumulariden noch weniger ersehen als bei unseren früheren Studien.

Indem ich mich auf ALLMAN's Challengerwerk beschränke, greife ich einige Punkte heraus, die sich an Gesagtes anschließen dürften.

Die Aglaophenien scheinen ihre primären und sekundären Knospen alle in gleicher Weise zu bilden. In der Bildung neuer Hauptstämme schließen sich A. calamus A. und Lytocarpus racemiferus A. u. a. wohl an der Varietät der A. pluma, A. acacia A. und Lytocarpus spectabilis A. wohl an A. Mac Gillivrayi an.

Doch sind ja, wie gesagt, diese beiden Formen vielleicht nur Modifikationen desselben Grundtypus.

Von echten Plumulariden scheinen sich P. abietina A. und insignis A in der Gonangienbildung an P. setacea etc. anzuschließen. Bei P. laxa A. finden sich Seitenzweige zweiter Ordnung, ähnlich den Zweiglein der P. fructescens. Für P. insignis A. et abietina A., für Acanthocladium Huxleyi A. u. a. scheint Bildung neuer Hauptstämme, somit das Vorkommen Seitenzweige zweiter Ordnung typisch zu sein, einen Schluß über ihre Natur erlauben die Abbildungen leider nicht. Wenn ich noch bemerke, daß bei P. armata A. der Hauptstamm ein Sichelsympodium ist, daß die Pinnulae ihm ansitzen wie bei P. v. alternans und ihnen vis-à-vis, am Platz einer zweiten Sekundärknospe, die Gonangien sitzen, wenn ich endlich noch auf die interessanten Formen Streptocaulans pulcherrimus und Monostoechas dichotoma (wohl schwerlich dichotomisch) hinweise, so glaube ich der Challengermonographie soviel entnommen zu haben, wie sich mit einiger Sicherheit sagen läßt. Aber auch diese Angaben spreche ich mit großer Reserve aus.

Eine tektonische Untersuchung des reichen und wohlerhaltenen Challengermaterials dürfte von großem Interesse sein und wesentlich zur Vertiefung unserer Kenntnis vom Bau der Hydroidenstöcke beitragen. Auch für die spezielle Frage nach der Personennatur der Nematophoren dürfte aus einer solchen manches sich ergeben; die Fälle, in denen die Stellung der Nematophoren gegen die Auffassung als Personen spricht, dürften sich auch aus den Abbildungen noch um einige vermehren lassen, doch selbstredend nur in provisorischer Weise.

Die Tubulariden.

Es liegt im Objekte selbst begründet, daß eine Darstellung der tektonischen Verhältnisse der vorliegenden Gruppe sich wesentlich kürzer fassen kann, als dies bei Behandlung der anderen Gruppen möglich war. Abgesehen davon, daß ungefähr die Hälfte der Tubulariden sich nicht oder in sehr geringem, kein Interesse bietendem Maße (indem zwei bis drei Knospen regellos an einem der Hydrorhiza aufsitzenden Polypen entspringen) dendritisch vermehren, bietet der racemöse Wachstumstypus (vgl. WEISMANN und

meinen ersten Teil) an und für sich gesetzmäßiger Mannigfaltigkeit einen weit geringeren Spielraum, soweit nicht wie bei Pflanzen, und das ist hier ausgeschlossen, Druckverhältnisse zwischen den entstehenden Teilen geometrisch sichtbar zum Ausdruck kommen (SCHWENDENER etc.).

Über solche einfach verzweigte Formen wie Tubularia, Coryne und viele andere, bestehend aus einem Hauptpolypen, der regellos verteilt einige bisweilen wieder proliferierende Knospen trägt, sei nur in Bezug auf die Gonophoren etwas gesagt, zugleich mit einigen allgemeinen Bemerkungen über diese, deren näheres Studium wir ja von vornherein bei unseren Arbeiten ausgeschlossen haben.

Bei den meisten Tubulariden sitzen die Gonophoren in verschiedener Weise normalen Personen an; bei einigen (z. B. Eudendrium racemosum) ist die Gonophoren tragende Person erheblich reduziert und gleicht einem Blastostyl, welche Gebilde wir ja auch als Personen ansprechen.

Daß die Gattung Tubularia eigenartige Verhältnisse in dieser Hinsicht aufweist, ist bekannt.

Es hat nun WEISMANN (Sexualzellen der Hydromedusen) behauptet, derjenige Polyp, der zu einem Stamme auswachse, d. h. der seinerseits Polypenknospen den Ursprung gäbe, bleibe steril, d. h. produziere keine Gonophoren. Diese Behauptung scheint für Eudendrium, welche Gattung WEISMANN auf dieselbe gebracht haben wird, Cordylophora (nach F. E. SCHULZE nicht immer), und wohl noch einige andere entschieden richtig zu sein; bei Coryne, Syncoryne, Tubularia und Bougainvillia, zumal bei beiden ersteren, ist jedoch nach meinen Befunden und nach den hierin wohl zuverlässigen Abbildungen oft gerade der Polypenkopf eines echten Stammes besonders durch Gonophorenbildung ausgezeichnet.

„Stamm“ ist hier natürlich der Stiel eines einzigen, eigentlich jedes Polypen; im engeren Sinne werde ich die Bezeichnung verwenden für diejenigen Stiele, welche Polypenknospen tragen.

Gehen wir nun dazu über, das wenige, was über den Aufbau der dendritischen Tubularidenstöcke zu sagen ist, systematisch darzustellen.

Aus eigener Anschauung kann ich berichten über Eudendrium ramosum L. (Helgoland) et racemosum A. (Triest), denen sich die übrigen Gattungsgenossen nach den vorhandenen Abbildungen, die hier eher verwertbar sind als bei den minutiösen Thecaphoren,

anzuschließen scheinen: Bougainvillia ramosa v. Ben. (Lesina), wovon dasselbe gilt, Pennaria cavolinii Goldf. (Neapel), Corydendrium parasiticum van Ben. (Neapel) und Cordylophora lacustris A. (Hamburg).

Mit dieser relativ kleinen Zahl untersuchter Arten dürfte ich immerhin das Wesentliche des Tubularidenaufbaues kennen gelernt haben, indem wohl fast alle anderen Formen sich den völlig irregulären oder den Eudendrium-artigen anzuschließen scheinen.

Corydendrium wollen wir einstweilen außer Acht lassen.

Bei allen übrigen Formen macht sich das Bestreben geltend, zunächst die sämtlichen Seitenzweige erster Ordnung (hier also die Stiele der dem Hauptpolypen ansitzenden Personen) in eine Ebene zu bringen unter nahezu völliger Alternation.

Bei E. racemosum und Bougainvillia pflegt diese Erscheinung nur im unteren Stockteile zur deutlichen Ausbildung gelangt zu sein; nach oben zu geht sie in regellose oder wenigstens wenig regelmäßige [1]) Anordnung über; sehr typisch ausgeprägt ist sie dagegen bei E. ramosum und bei Pennaria.

Die Seitenzweige zweiter und höherer Ordnung bieten bei Bougainvillia keine Veranlassung zu näherer Betrachtung; bei E. racemosum bestimmen sie, in sich einebnig, meist eine auf der ursprünglichen senkrechten Ebene und sind alternierend geordnet, während sie bei E. ramosum und bei Cordylophora in der Hauptebene entstehen, so daß der ganze Stock eine Ebene bildet. Bei ersterer zeigen die Seitenzweige zweiter Ordnung, wofern sie nicht wieder Knospen den Ursprung geben, was bisweilen der Fall ist, dadurch gleichsam zu neuen Hauptstämmen werdend, eine auffallende, wenngleich nicht ganz konstante Neigung, nur die der Spitze des ganzen Stockes zugewandte Seite ihres Mutterpolypen zu besetzen. Die letzteren sind dann also „einseitig gefiedert". Hierdurch werden wir unmittelbar hinübergeleitet zu dem so charakteristischen Verhalten der Pennaria.

Bei dieser Form ist die erwähnte einseitige Fiederung der Seitenzweige erster Ordnung eine vollkommene und wohl auch konstante. Durch diese und durch die Konvergenz der rechten

---

1) Bei E. racemosum kam oben bisweilen eine an Dekussierung erinnernde oder auch eine $^1/_3$-Stellung streckenweise zur Beobachtung; bei Bougainvillia war eine Anordnung häufig, die sich ausdrücken läßt: vorn — hinten — links — rechts — hinten — vorn — rechts — links u. s. f. Dort halte ich diese Verhältnisse für Zufälligkeiten ohne tiefere Bedeutung.

und linken Fiedern des Hauptstammes erhält sie einen aglaophenienartigen Habitus. — Bisweilen, aber selten, wächst ein Polyp am Seitenzweig erster Ordnung etwas größer aus und produziert einige Knospen, die ihm dann ebenfalls einreihig ansitzen, ohne daß diese Reihe in ihrer Lage irgendwie bestimmt zu sein scheint.

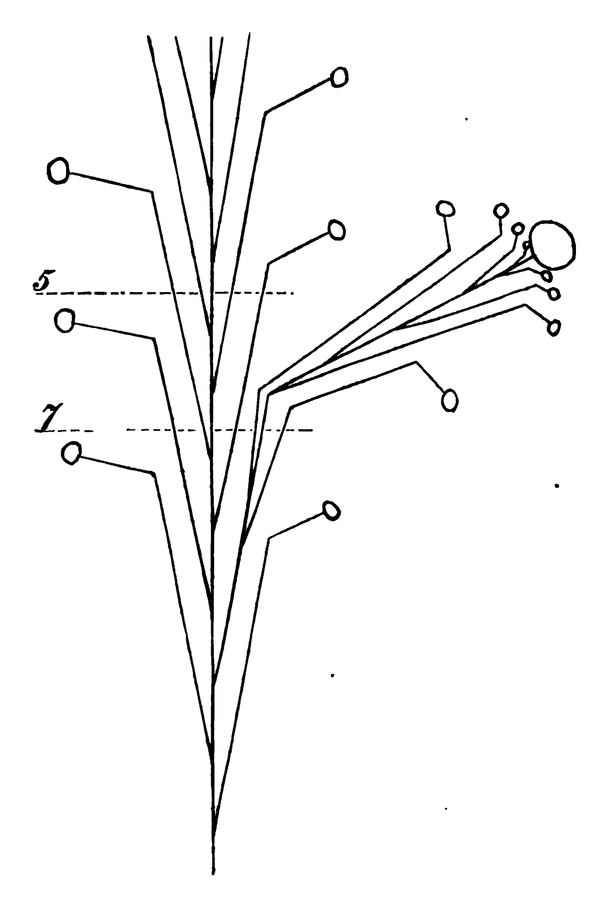
Phylogenetische Bedeutung dürfte die Reihe: Bougainvillia — Cordylophora — Eudendrium ramosum — Pennaria nicht beanspruchen können.

Verlassen wir dieselbe und wenden wir uns zum Schluß einer Form zu, die allein von allen Tubulariden der Analyse einige Schwierigkeiten zu bereiten scheint: Corydendrium parasiticum.

Oberflächlich betrachtet bietet diese Form einen aus mehreren Röhren zusammengesetzten Stamm dar, der sich aber dadurch von den bisher betrachteten und noch zu schildernden Gebilden ähnlicher Art (mit Ausnahme von Campanularia verticillata und Antennularia) dadurch unterscheidet, daß offenbar jede Röhre sich in ein Hydranthenköpfchen fortsetzt; besonders deutlich wird dies an der Stammspitze. Etwas nähere Untersuchung zeigt, daß nur eine Röhre sich durch den ganzen Stamm hindurch erstreckt, während die übrige Zusammensetzung desselben sich gleichsam periodisch ablöst. Bei Präparation des Stockes mit Nadeln gelangen wir nun zu folgender definitiven Analyse desselben.

Corydendrium parasiticum zeigt durchaus dasselbe Verhalten wie ein typischer Stock von Eudendrium ramosum, jedoch verläuft jeder Stiel der alternierend am Hauptpolypen abgehenden Hydranthen eine Strecke weit an letzerem entlang, und zwar tritt sein Köpfchen erst frei hervor ungefähr in der Höhe der zwei obersten Insertionsstellen derselben Seite. Ohne weiteres ergiebt sich daraus, daß im Querschnitt durch einen Hauptstamm mit seinen Seitenzweigen erster Ordnung zwischen zwei Insertionsstellen immer 5 Röhren getroffen werden, wie es die Figur 6 erläutert. Bilden sich Seitenzweige zweiter Ordnung, wird also gleichsam ein solcher erster Ordnung zum neuen Hauptstamm, so wiederholt sich während seines allmählichen Weiterwachsens an ihm derselbe Prozeß, und zwar liegt der Insertionspunkt seiner ersten Tochterknospe noch auf derjenigen Strecke seines Stieles, die dem Urpolypen angeschmiegt verläuft, etwa in der Höhe der nächstoberen Insertionsstelle derselben Seite am Hauptstamm (Fig. 6); es folgt daraus, daß in den soeben geschilderten Regionen ein Schnitt durch den Hauptstamm mehr als 5 Röhren darbieten wird, indem eben auch die ersten Knospen am Seitenzweig erster Ordnung, dem

eben beschriebenen Verhalten gemäß, eine Strecke weit am Urpolypen hin verlaufen.



Figur 6.
Stück von Corydendrium parasiticum.

Durch Anlage neuer Knospen vor völliger Ausbildung älterer bildet die Spitze des Gesamtstockes dem Beschauer anfangs ein etwas verworrenes Bild (indem sehr viele mehr oder weniger vollendete Hydranthen in gleicher Höhe und dicht am Urpolypenköpfchen gelegen sind), das sich jedoch bei näherer Betrachtung leicht auf den erkannten Wachstumstypus zurückführt.

Es sei bemerkt, daß, wohl durch äußere Einflüsse, der äußere Habitus des tektonisch streng monoplanen Gebildes mannigfach

modifiziert wird. — Seitenzweige dürften bis zur vierten oder gar noch höheren Ordnung vorkommen.

Mit der Bemerkung, daß die zusammengesetzten Stämme von Bougainvillia und wohl auch von Eudendrium, sobald sie hier vorkommen (z. B. rameum), mit den bei Obelia gelatinosa u. a. beschriebenen Bildungen übereinstimmen, d. h. daß nur eine ihrer Röhren Knospen entsendet, verlassen wir die Tubulariden.

Allgemeine Betrachtungen.

I. Einiges über die Vergleichung von Personen (vergleichende Blastologie).

Jede tierische Person baut sich aus Zellen in bestimmter, regelmäßiger Weise auf; indem aber gleich- oder ähnlich gestaltete Zellen zu in sich geschlossenen Gebilden, die jedoch keine selbständige Existenz besitzen, zusammentreten, werden Organe gebildet. Es ist also nichts wesentlich anderes, zu sagen: jede Person baut sich aus Organen auf.

Zwei Punkte bestimmen den morphologischen Charakter einer Person: einmal das gegenseitige Lagerungsverhältnis der konstituierenden Zellen zu einander, diese selbst hierbei als unterschiedslos, jede gleichsam in einem Punkte vereinigt gedacht, zweitens die an den verschiedenen Orten des gedachten Punktsystems verschiedene Ausbildungsform der Zellen: die histologisch-chemische Differenzierung.

Diese beiden Faktoren geben zugleich die Gesichtspunkte für die Vergleichung der Zellen (oder Organe; für diese allein praktisch verwirklicht) zweier differenter Personen und die darauf basierte Erkenntnis der größeren oder geringeren Ähnlichkeit beider, die wir als Verwandtschaft deuten, ab.

Reden wir im folgenden nur von Organen.

Zwei Organe gleichen histologischen Charakters brauchen nicht vergleichbar (homolog) zu sein; andererseits können auch zwei Organe, welche die gleiche relative Lage haben, durchaus verschiedenen Wertes sein.

Gleiche, gleich entstandene, relative Lage und nahezu[1]) histologische (und chemische?) Ausbildung werden zur organologischen Vergleichung gefordert oder der (durch Ontogenie gelieferte) Nachweis des ursprünglichen Vorhandenseins beider. So hält man das Bauchmark sämmtlicher Anneliden für vergleichbar, auch wenn es bisweilen in, bisweilen unter der Epidermis liegt.

Weitere Ausführung dieser Idee verspare ich mir auf später: hier soll dieselbe uns nur ein Wegweiser sein für die Vergleichung der Einheiten von Cormen, der Personen. Der vergleichenden Organologie (gewöhnlich „vergleichende Anatomie" genannt, am besten wohl vergleichende Cytologie oder Histologie zu nennen, welch letzterer Name allerdings schon für einen anderen Wissenszweig vergeben ist) entspricht hier eine vergleichende Blastologie, durch sie gelangen wir zur Erkenntnis der Verwandtschaft der Stöcke, an denen verglichen wird.

Auf mehreren Wegen haben sich vielzellige Organismen gebildet: die Blastulahohlkugel, der Algenfaden, das Carchesiumbäumchen sind drei derselben. Nicht alle ermöglichten größere Komplikation der Lagebeziehungen der Konstituenten: der erste nur führte zu so verwickelten Gebilden, wie die Metazoen es sind.

Der Aufbau der Polypenstöcke aus ihren Einheiten gleicht dem dritten der genannten Wege. Scheinbar völlig von den auf dem Wege der Blastula entstandenen Gebilden verschieden, lassen die auf ihm ins Dasein getretenen Wesen doch im Prinzip dieselben Methoden zu ihrer Erforschung zu.

Nach diesen orientierenden Erörterungen können wir uns die bei der Hydroidpersonenvergleichung wichtigen Punkte etwas näher ansehen.

Nach dem ersten unserer oben aufgestellten Grundsätze können wir alle diejenigen Personen für homolog erklären, welche gleiche und gleichwertige Stellen im Gesamtsystem einnehmen. Formen, welche in der Tektonik desselben übereinstimmen, d. h. eben, bei denen jede Person der einen einer solchen der anderen homolog ist, sind nahe verwandt, solche, bei denen sich eine gleiche Grundlage der Tektonik findet, auf die sich dann Gebilde differenter

---

1) Die spezielle histologische Ausbildung braucht bei homologen Organen natürlich nicht identisch zu sein; ich rede hier nur von prinzipieller Verschiedenheit, z. B. Drüse, Muskel, Nerv. Freilich wird sich eine scharfe Grenze hier schwer ziehen lassen.

Natur aufbauen, sind dieses in geringerem Grade. Formen ferner, deren ganze Gemeinschaft in dem bloßen Vorhandensein eines knospenden Urhydranthen besteht, hängen nur an der Wurzel der ganzen Gruppe noch zusammen, wie ja auch alle Metazoën mit Sicherheit insofern verwandt sind, als sie von einem zweizelligen Stadium abstammen; das bloße Vorhandensein der Einheit, des Hydranthen, bezeichnet endlich die Wurzel der Gruppe selbst, wie das einzellige Ei die Wurzel aller Metazoën.

Innerhalb architektonischer Verwandtschaftskreise wird Eigendifferenzierung homologer Personen ein Kriterium für nähere oder fernere spezielle Verwandtschaft sein. (Ich denke hier an die nach so manchen Richtungen ausgebildete Differenzierung der Gonangien innerhalb des echten Sertularella- und Diphasiatypus, die hier sogar zur Gattungsunterscheidung Verwendung findet.)

Um etwas weniger abstrakt zu sprechen und zugleich nochmals die Nematophorenfrage zu beleuchten, so halte ich die Stammnematophoren von P. setacea et obliqua und Aglaophenia, und damit zugleich doch wohl die Nematophoren überhaupt, deshalb nicht für Personen, weil dann die primäre Knospenfolge der Plumulariden (gleichsam ein „Stockorgan“) derjenigen der Campanulariden und Sertulariden nicht homolog wäre, was sie nach den bei P. halecioïdes, fructescens, pinnata, echinulata et similis beschriebenen Befunden, sowie aus allgemeinen Gründen jedenfalls ist.

Wenige Worte über die Gonangien. Bezüglich der Aglaopheniencorbulae bemerke ich nur, daß ich der ALLMAN'schen Behauptung, die Gonangien stünden hier an Stelle der Hydranthen, nicht beipflichten kann, was wohl keiner Erläuterung bedarf. — Die Gonocladien von Lytocarpia und Macrorhynchia dürften tektonisch von den Corbulae nicht prinzipiell verschieden sein.

Wie gesagt, sind schon im Sertularellatypus die Gonangien zu Gebilden eigener Art geworden, die nicht ohne weiteres mit sekundären Knospen vergleichbar sind und für sie stehen können; wohl aber dürften die Gonangien im Cupressinatypus und seinen Derivaten unter sich homolog sein, nicht aber denen der echten Sertularella. Bei Plumulariden geht die Nichtvergleichbarkeit noch erheblich weiter.

Bei P. setacea, echinulata, similis, pinnata (halecioïdes?) sind die Gonangien homolog: sie stehen in gleicher Weise an gleichgebauter Achse.

Bei P. fructescens sind sie Gebilde anderer Art. Bei P. Ca-

tharina haben sie nach HINCKS dieselbe Stellung an den Pinnulae inne wie bei dieser Form, sind denen derselben aber doch nicht vergleichbar, da die Pinnulae verschieden gebauten Hauptachsen ansitzen.

Von Interesse für die Theorie der Vergleichung von Personen und Cormorganen — und hiermit beschließen wir die Betrachtung dieser — sind die neuen Hauptstämme der P. fructescens etc. Wir kennen die Veranlassung nicht, welche hier einen Fächer statt einer Sichel entstehen läßt. Wir müssen wohl annehmen, daß diese Veranlassung jede Sekundärknospe zur Fächelknospung bringen könnte, daß also jede derselben zwei Entwickelungsmöglichkeiten in sich birgt. Diese augenfällige Homologie gleichwertiger, aber ungleicher Cormorgane wird uns vorsichtig im Homologisieren oder vielmehr im Nichthomologisieren dieser selbst machen. — Analogien aus der Zellentektonik dürfte die pathologische Histologie in nicht geringer Anzahl darbieten.

II. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Tubulariden, Campanulariden und Plumulariden.

In unseren vorstehenden theoretischen Erörterungen ist bereits die Lösung enthalten für die Hauptfrage, die uns hier entgegentritt: den Zusammenhang zwischen Tubulariden einer- und der Gesamtheit der übrigen Polypen andererseits.

Es ergiebt sich aus unseren Betrachtungen, daß zur Vergleichung der Einheiten zweier Stöcke gefordert wird: erstens gleicher Grad oder, wenn ich so sagen darf, Generationsgleichheit; zweitens gleiche Entstehungsart und drittens Gleichheit der vorhergegangenen Stockentwickelung. Um dies nochmals kurz zu erläutern: es würden die Pinnulae einer Plumularide, deren Hauptstamm ein Sichelsympodium ist, mit denjenigen einer Form, die ihren Hauptstamm fächelartig bildet, eine Homoïdie (GOETTE), aber keine Homologie darbieten.

Aus unserem ersten Postulat, daß zwei zu homologisierende Stockeinheiten im Grad übereinstimmen müssen, folgt die Homologie aller erstgebildeten Hydranthen[1]), und daraus ergiebt sich ohne weiteres die Homologie des Hauptpolypen aller Tubulariden, der mit seinem Köpfchen deren

1) Die Homologie ist nicht immer streng, da bald das ganze Ei zum ersten Hydranthen wird, bald nur ein Teil desselben.

Stöcke abschließt, und des untersten Hauptstammpolypen der übrigen Hydroiden. Das heißt: an Tubulariden- und Thecaphorenstöcken ist überhaupt nur eine Person mit Sicherheit zu vergleichen. Die primäre Knospe des Thecaphorenpolypen würde zwar eine sogenannte allgemeine Homologie mit einer Knospe am Hauptstamm der Tubulariden darbieten, oder wenn jener Urpolyp gerade eine Sekundärknospe trägt, würden zwei Knospen dieses herangezogen werden können, doch sind diese sowie andere leicht konstruierbaren Vergleichsverhältnisse für unseren Zweck ohne allen Wert. Die Tubulariden- und Thecaphorenstöcke sind als Ganzes durchaus unvergleichbar. Sie hängen an der Wurzel zusammen in solchen Formen, die sich überhaupt nicht dendritisch verzweigen, wie viele Claven, Corynen u. a. auf der einen, wie Clytia und viele Campanularien auf der anderen Seite. Bei solchen Formen liegt der Ausgangspunkt für die im Besitz oder Mangel der Theka begründete, ziemlich äußerliche Differenz beider Gruppen, die (Bougainvillia! Halecium!) gegenüber dem fundamentalen Unterschiede in der Verzweigung doppelt geringfügig erscheint.

Über Campanulariden und Sertulariden habe ich mich früher schon geäußert. Um Mißverständnissen vorzubeugen, will ich hier, was eigentlich nicht nötig sein sollte, besonders betonen, daß durch die Bezeichnungen: „Halecium tenellum etc." und andere natürlich nicht die betreffende Form selbst an diese Stammbaumstelle gesetzt sein soll, sondern eine ähnlich wachsende; durch das „etc." denke ich diese Vorstellung doch schon genugsam angedeutet zu haben. Daß die verschiedenen Wachstumstypen einer realen Verwandtschaft unzweideutiger Ausdruck sind, ist allerdings meine, wie ich glaube, nicht schlecht begründete Überzeugung.

Ob die Plumulariden (d. h. im weitesten Sinne, doch immer mit Ausschluß von Antennularia) an die Sertulariden oder direkt an die Campanulariden anzuknüpfen sind, mag uns gleichgültig sein; jedenfalls sind sie — zunächst sei nur der Hauptstamm in Betracht gezogen — teils an sichelartig, teils an fächelartig wachsende Thecaphoren anzureihen, welch' erstere wir auch zur Erklärung der Campanularia verticillata wohl zu postulieren haben. Diese Auffassung würde uns dazu führen, die Erwerbung von zunächst wohl irregulär geordneten Nematophoren ebenfalls schon auf nicht dendritische Formen zu verlegen, würde man solche Formen schon Plumulariden nennen, so ergäbe sich für diese natürlich eine monophyletische Abstammung. Doch handelt es sich hier nur um Worte.

Die weiteren Vergleichsbeziehungen innerhalb der Plumulariden und zwischen diesen und anderen Formen, daß Seitenzweige nicht streng homolog sind, wenn sie sich das eine Mal (Campanulariden) fächelartig, das andere Mal (Plumulariden meist) sichelartig bilden, daß neue Hauptstämme nicht verglichen werden dürfen, wenn sie das eine Mal einer tertiären Knospe, das andere Mal modifizierter Sekundärknospenbildung einer Primärknospe ihren Ursprung verdanken, dieses und vieles andere sind so durchsichtige, selbstverständliche Verhältnisse, daß ich nicht weiter darauf eingehen werde, zumal im speziellen Teile schon ab und zu auf derartiges hingewiesen worden ist.

Daß aus der weit weniger spezialisierten Tektonik der Tubulariden nicht mit Sicherheit auf phylogenetische Verhältnisse innerhalb dieser Gruppe geschlossen werden kann, so sehr es manchmal den Anschein haben mag, wurde schon bemerkt.

Auf alle interessanten Gesichtspunkte, welche die Tektonik der Hydroiden noch außer den angeführten der theoretischen Betrachtung bieten kann, soll hier nicht eingegangen werden; wie auch im ersten Heft, sind unsere allgemeinen Betrachtungen nichts Abgeschlossenes, sondern eine Skizze.

Nur einen Punkt greife ich noch heraus, er betrifft wieder die Nematophoren der Plumulariden.

Fehlten diese, so würde der Vergleichung etwa innerhalb der sich an P. obliqua anschließenden Gruppe nichts im Wege stehen und dieselbe ginge ebenso glatt von statten, wie etwa ein Vergleich in der Gattung Obelia. Nunmehr aber werden wir vor eine Schwierigkeit gestellt, gleichviel welches unsere Auffassung der Nematophoren ist: sind sie Personen, so sind die Hydranthen von P. setacea, pinnata, echinulata etc. nicht homolog und ebensowenig die Nematophoren; denn zählen wir von der Basis ausgehend die Personen an der Pinnula, so ist die n^te^ Person bei einer Art Hydranth, bei der anderen nicht. — Ich gestehe, daß mir diese Konsequenz ein Grund mehr zu sein scheint, die Personennatur der Nematophoren aufzugeben.

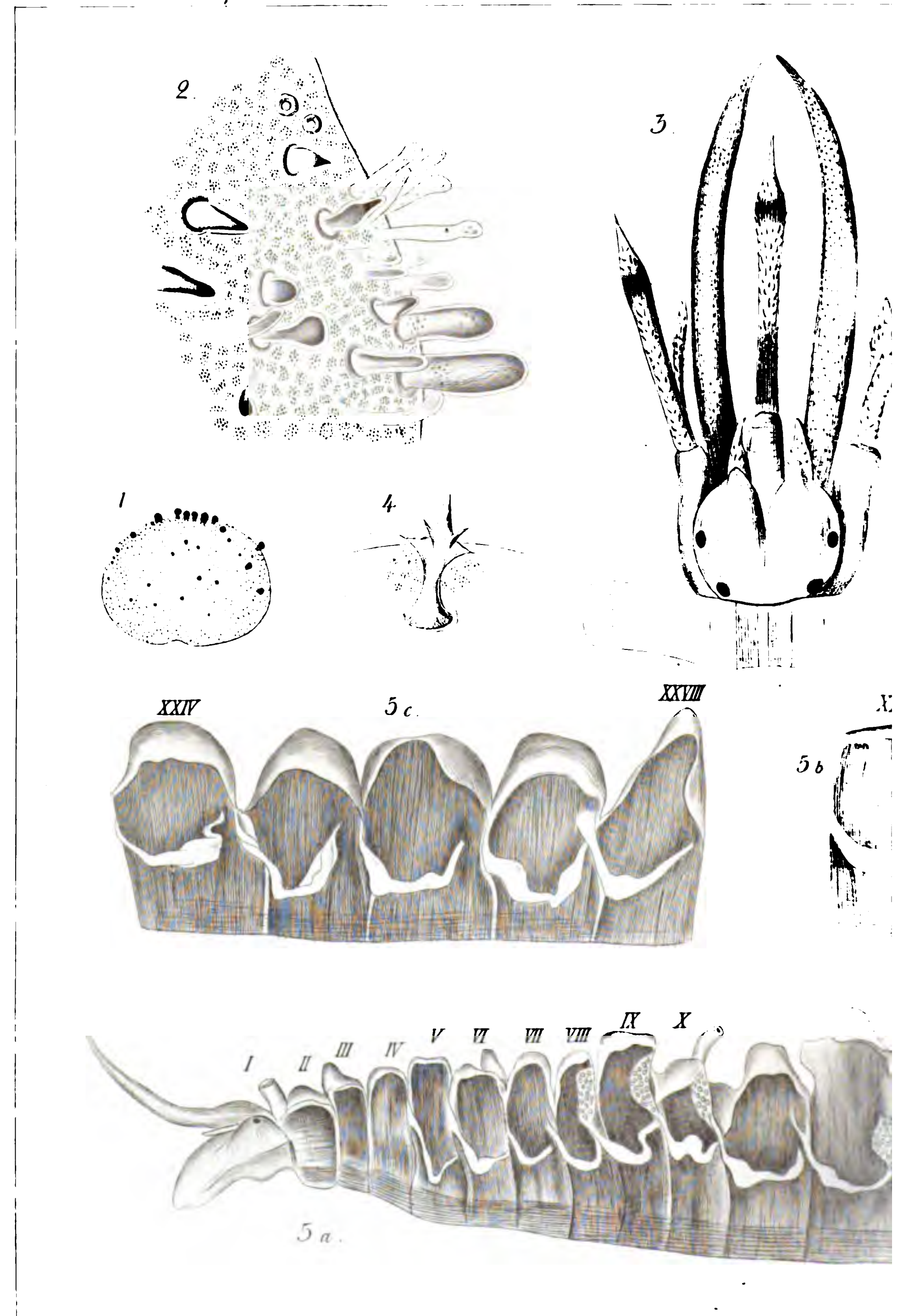
Sind sie nun nicht Personen, so würden die tektonisch so ähnlichen genannten Formen aus ziemlich differenten Einheiten aufgebaut sein. Hier sind, wie ich glaube, zwei Erklärungsmöglichkeiten; entweder die genannten Arten stammen getrennt von undendritischen Arten ab, welch letztere sich ihren Nematophoren-

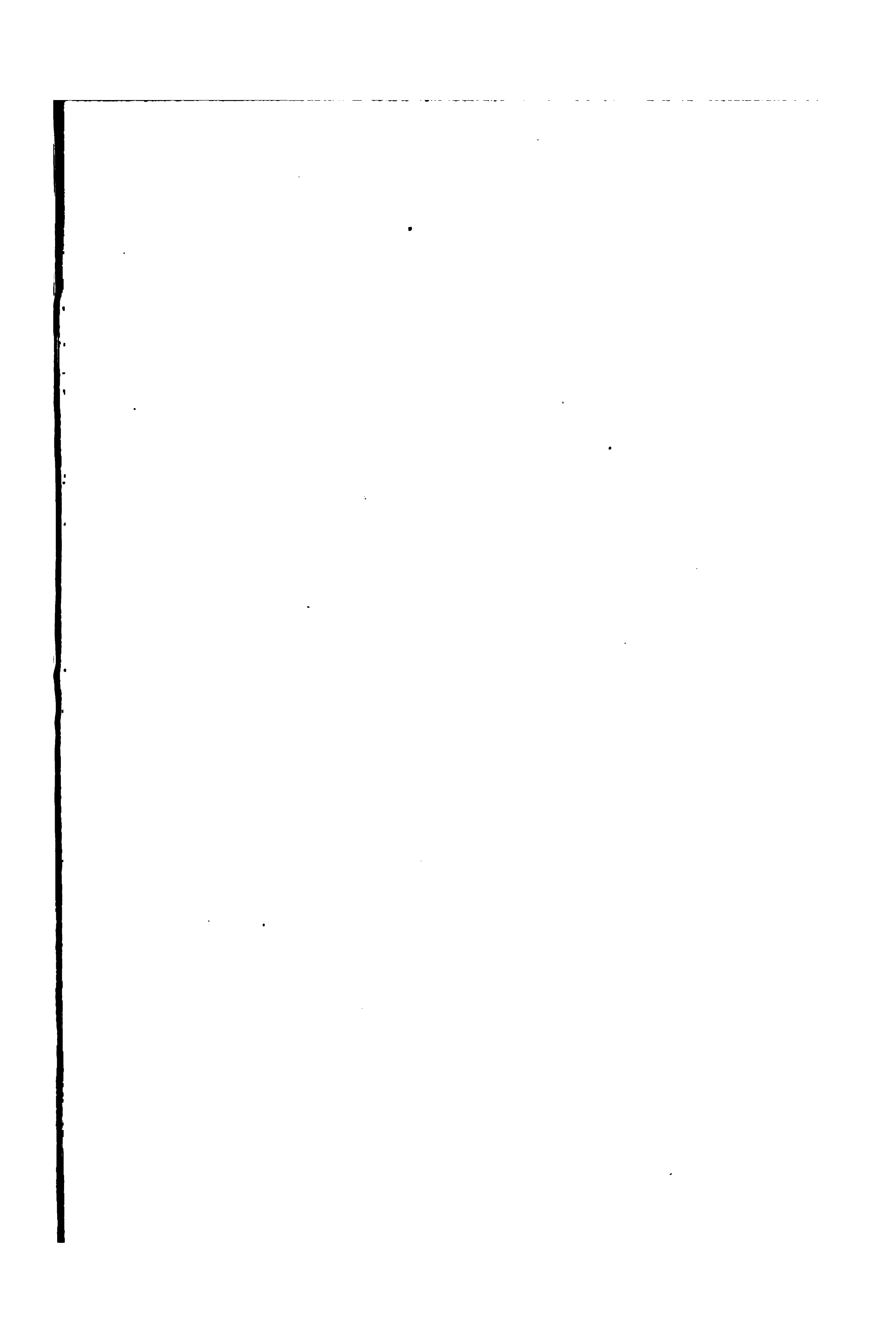
apparat getrennt erwarben; die Ähnlichkeit, ja völlige Übereinstimmung in der Tektonik wäre dann keine echte Homologie; oder wir nehmen die gemeinsame Form der Tektonik als gesicherte Basis an, dann wird für die hypothetische Urform regellose Verteilung der Nematophoren zu postulieren sein, die natürlich bei den verschiedenen Personen desselben Stockes, die ja direkt voneinander abstammen, ziemlich ähnlich war; aus dieser Anlage haben sich dann die verschiedenen zweckmäßigen Nematophorenverteilungen entwickelt. Daß sich diese wieder bei allen Pinnulaehydranthen in gleicher Weise finden, ist wohl wieder eine Folge des Abstammens voneinander. Die Variabilität ist hierbei für P. echinulata, similis, pinnata etc. allemal in den ersten Hydranthen des Seitenzweigs zu verlegen, nicht aber in den ersten Hydranthen überhaupt; im Gegenteil hierzu sehen wir aber bei den Arten mit Hauptstammnematophoren, daß die bezügliche Variabilität — wenn der Ausdruck hier noch erlaubt ist — so komplizierte Formen annehmen konnte, daß sie in der Verschiedenheit der Urpersonen gleich eine andere Verschiedenheit bei Personen eines bestimmten Punktes der weiteren Folge verursachte, sie möchte denn zwei Angriffspunkte gehabt haben.

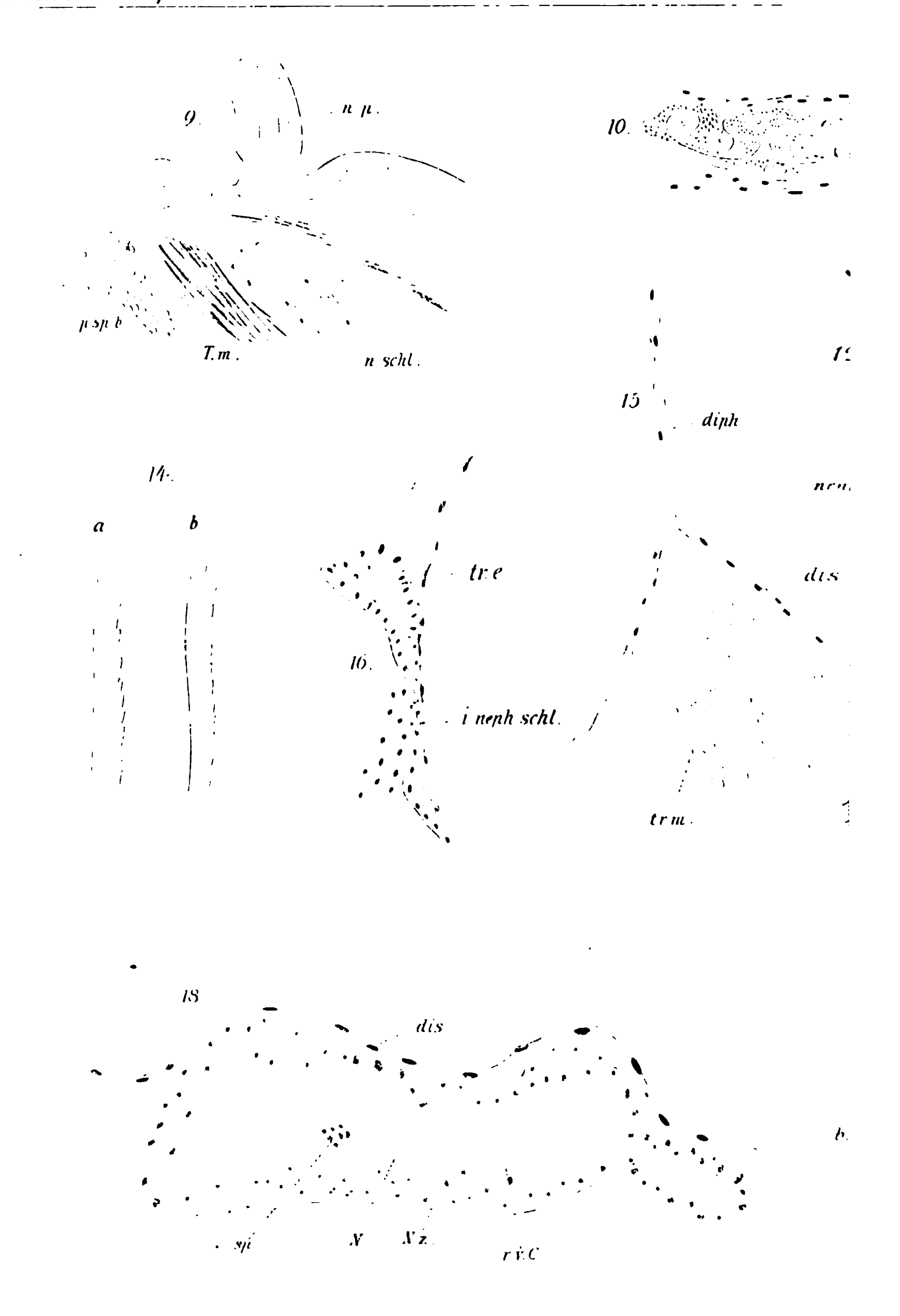
Wenn unsere Auffassung der Nematophoren sich bestätigen sollte, so hätten wir in den soeben erörterten Verhältnissen ein Analogon zu einem Hauptfaktor bei der Ontogenie der Personen, daß nämlich an bestimmter Stelle der Zellenfolge die Natur der Einheiten wechselt und dieser Wechsel bei verschiedenen Formen anderen Ortes eintritt und anderer Natur sein kann. Wir haben ein Analogon vor uns zur histologischen Differenzierung.

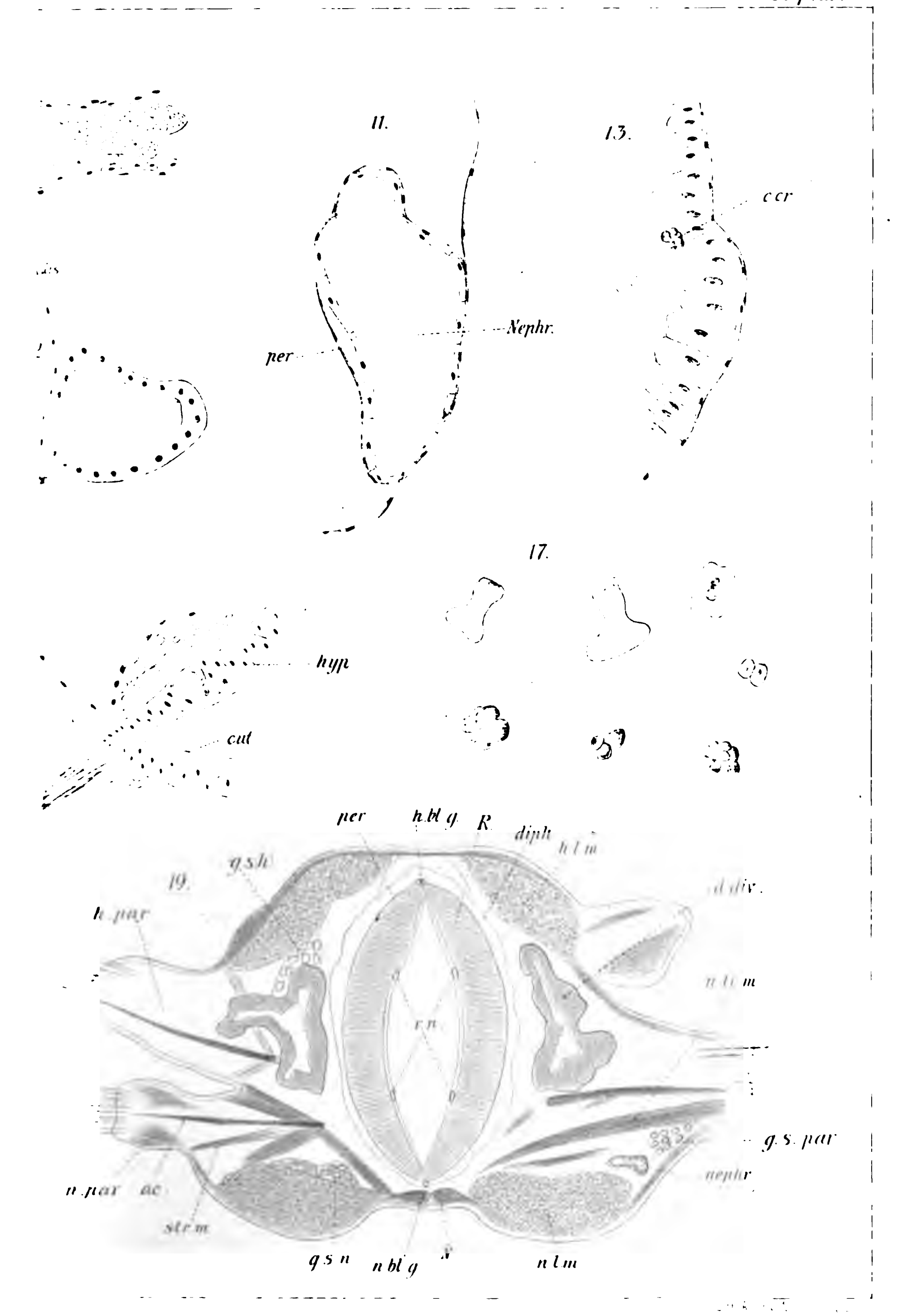
So sind wir denn wieder bei jenem Punkte angelangt, von dem wir schon so häufig sprachen und von dem wir ausgingen, bei dem Parallelismus des Personen- und des Stockaufbaues aus ihren Einheiten, ein Parallelismus, der nur deshalb nicht noch vollständiger ist, weil der ganze Typus des Stockwachsens seiner Natur nach eine weit geringere Mannigfaltigkeit gestattet als die tektonische Natur der Personen.

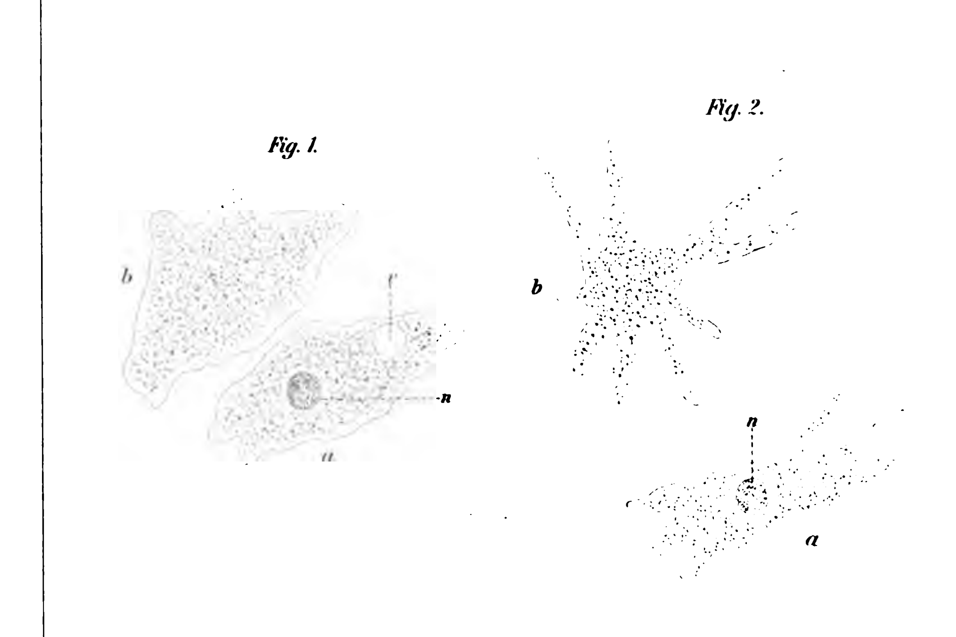
In diesem hier so leichten Einblick in die wahre Natur eines komplexen organischen Gebildes liegt das Interesse, welches tektonische Studien an Stökken darbieten.

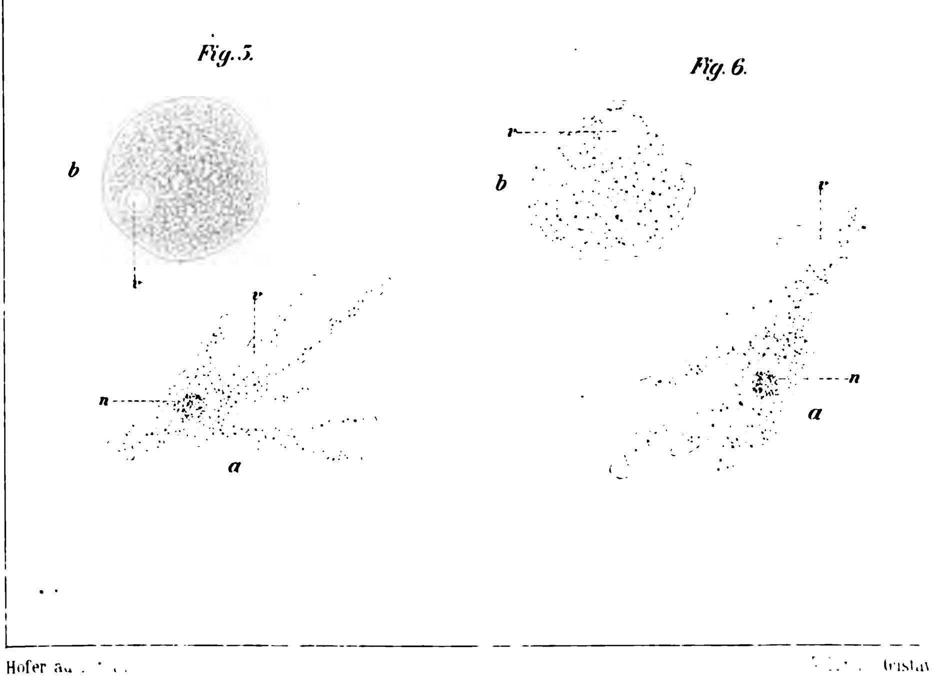

2.
3.
1
4
XXIV
5 c.
XXVIII
5 b
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X
5 a.

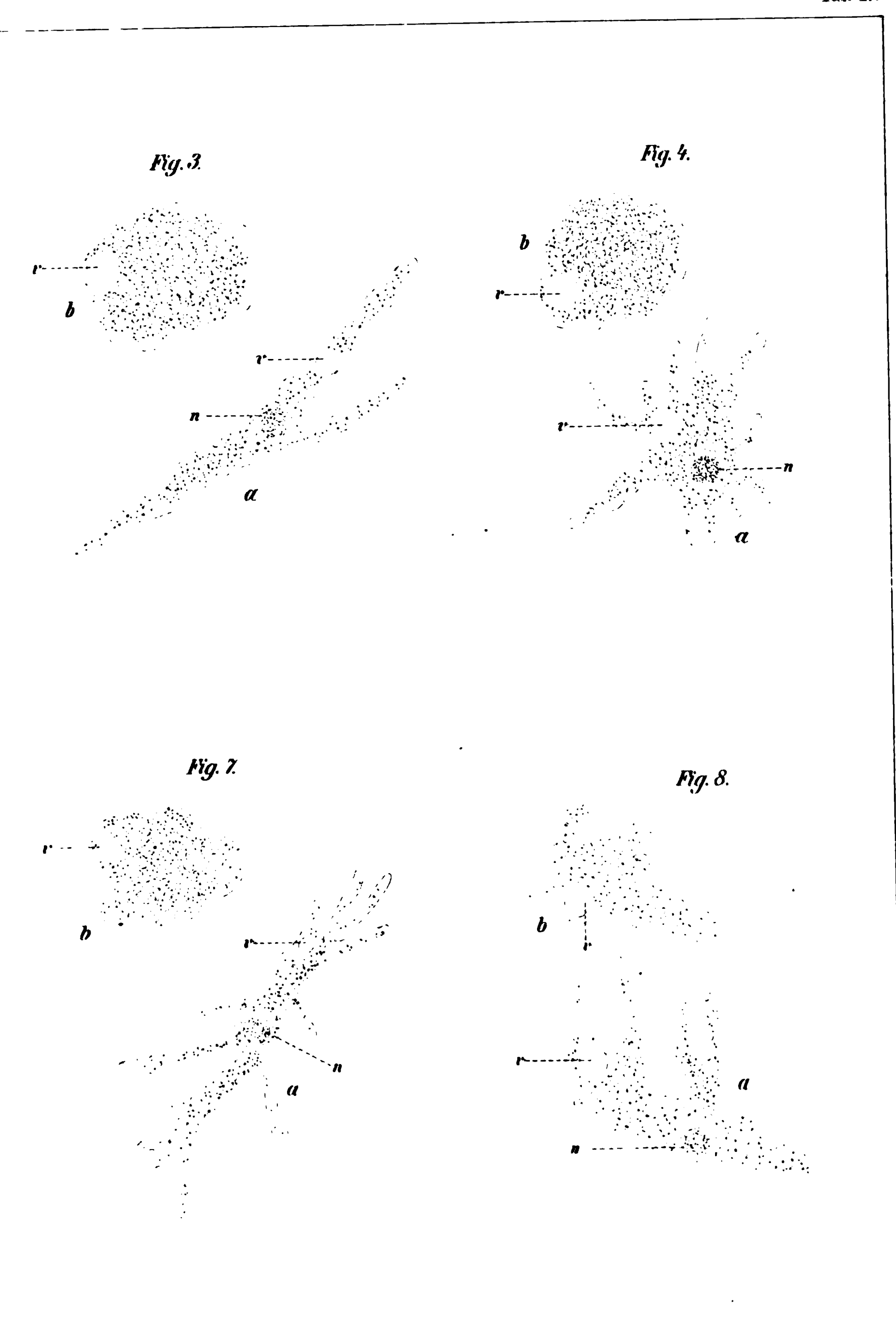



9.
n p.
p sp b
T.m.
n schl.
10.
15
diph
14.
a
b
tr.e
16.
i neph schl.
dis
tr m.
18
dis
r.v.C


11.
13.
17.
19.
c cr
Nephr.
per
hyp
cut
per
h. bl. g.
R.
diph
g. s. h
h. par
d. div.
n. l. m
g. s. par
nephr
n. par
ac
str. m
q. s. n
n. bl. g
n. l. m


Fig. 1.
b
r
n
a
Fig. 2.
b
n
a


Fig. 5.
b
r
n
a
Fig. 6.
r
b
r
n
a


Fig. 3.
r
b
r
n
a
Fig. 4.
b
r
r
n
a
Fig. 7.
r
b
r
n
a
Fig. 8.
b
r
r
a
n

5.

B A C

10.

c d g

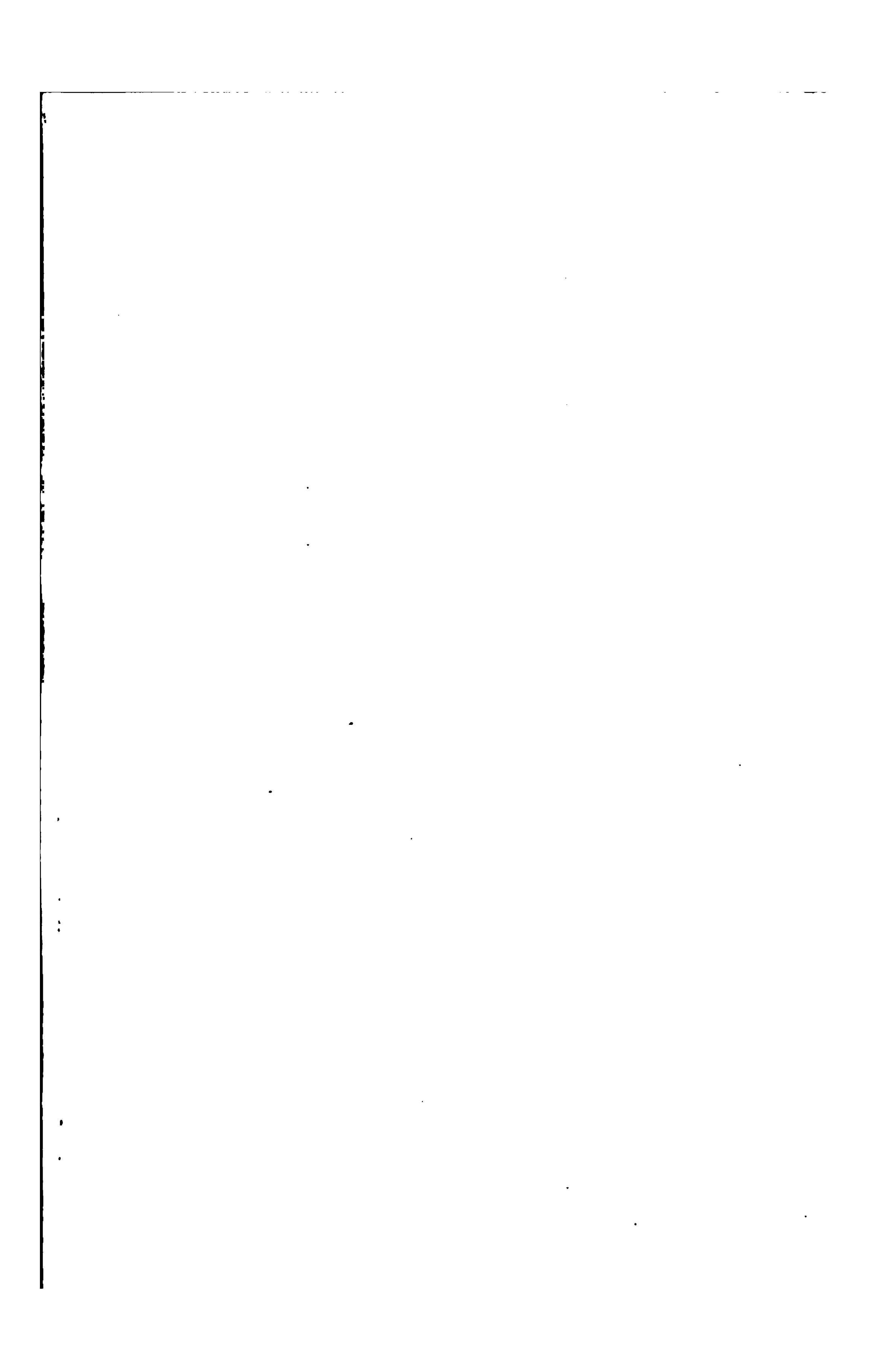
7.

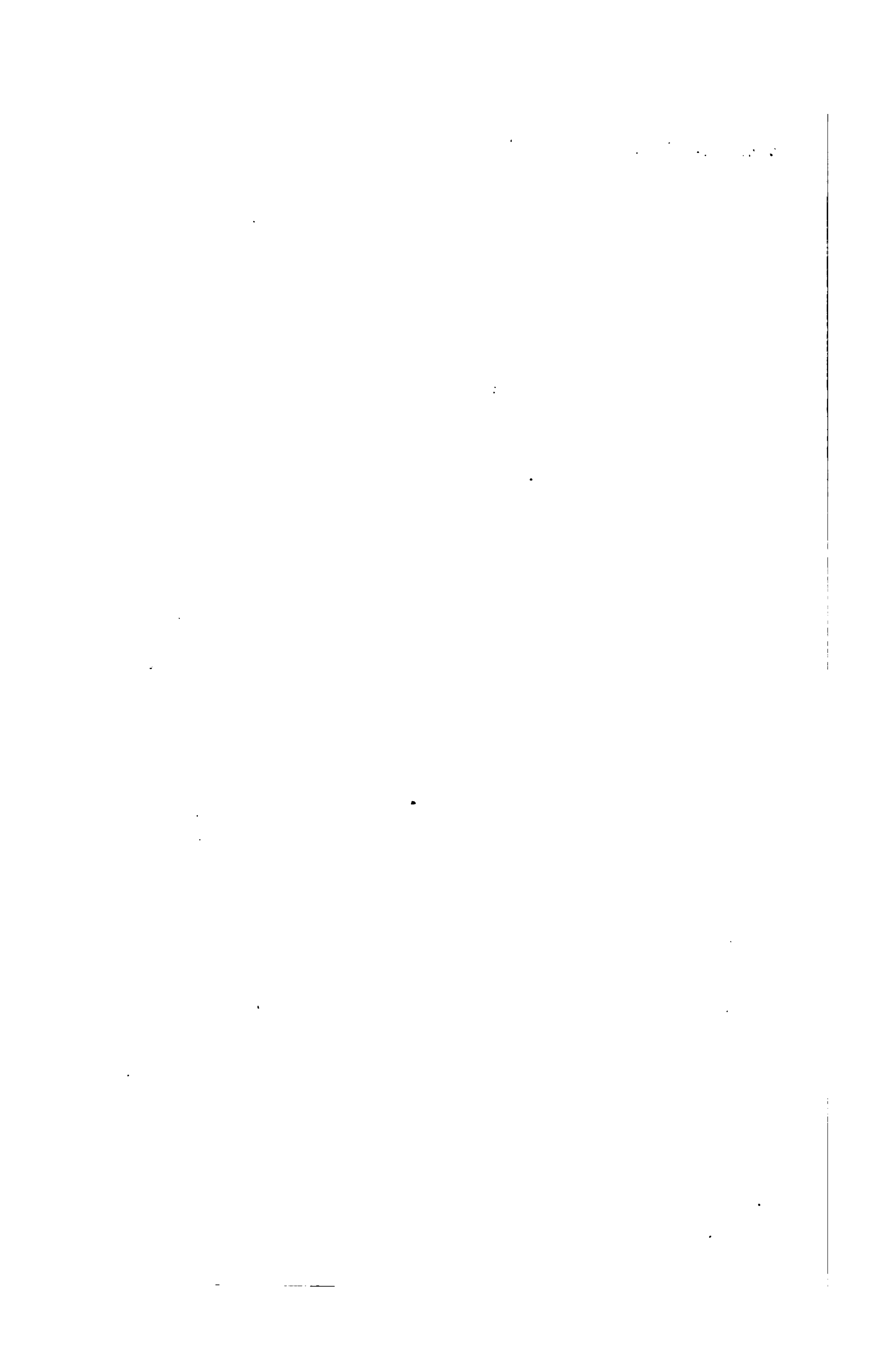
w Dr b a

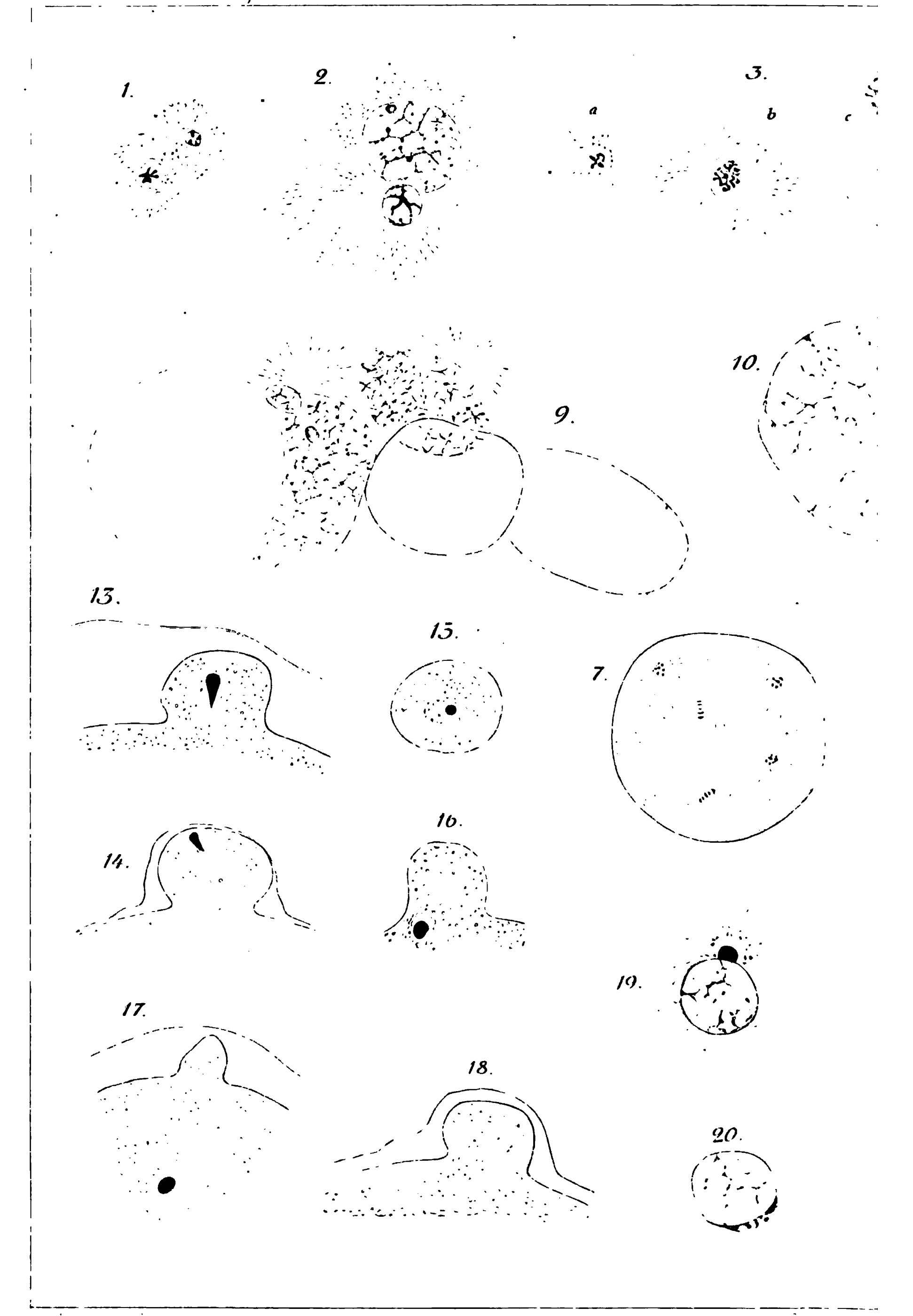
i Hc k

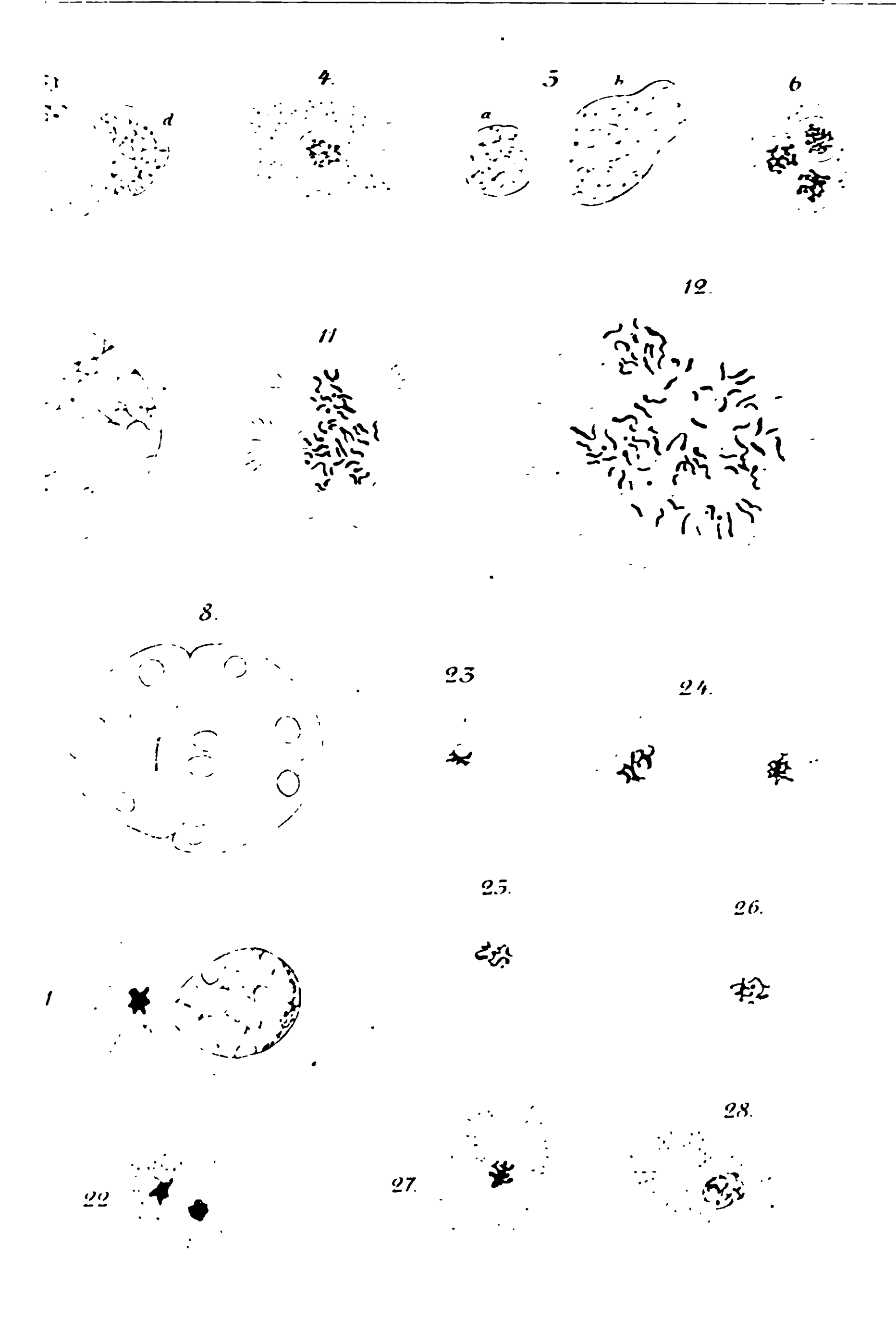
11.

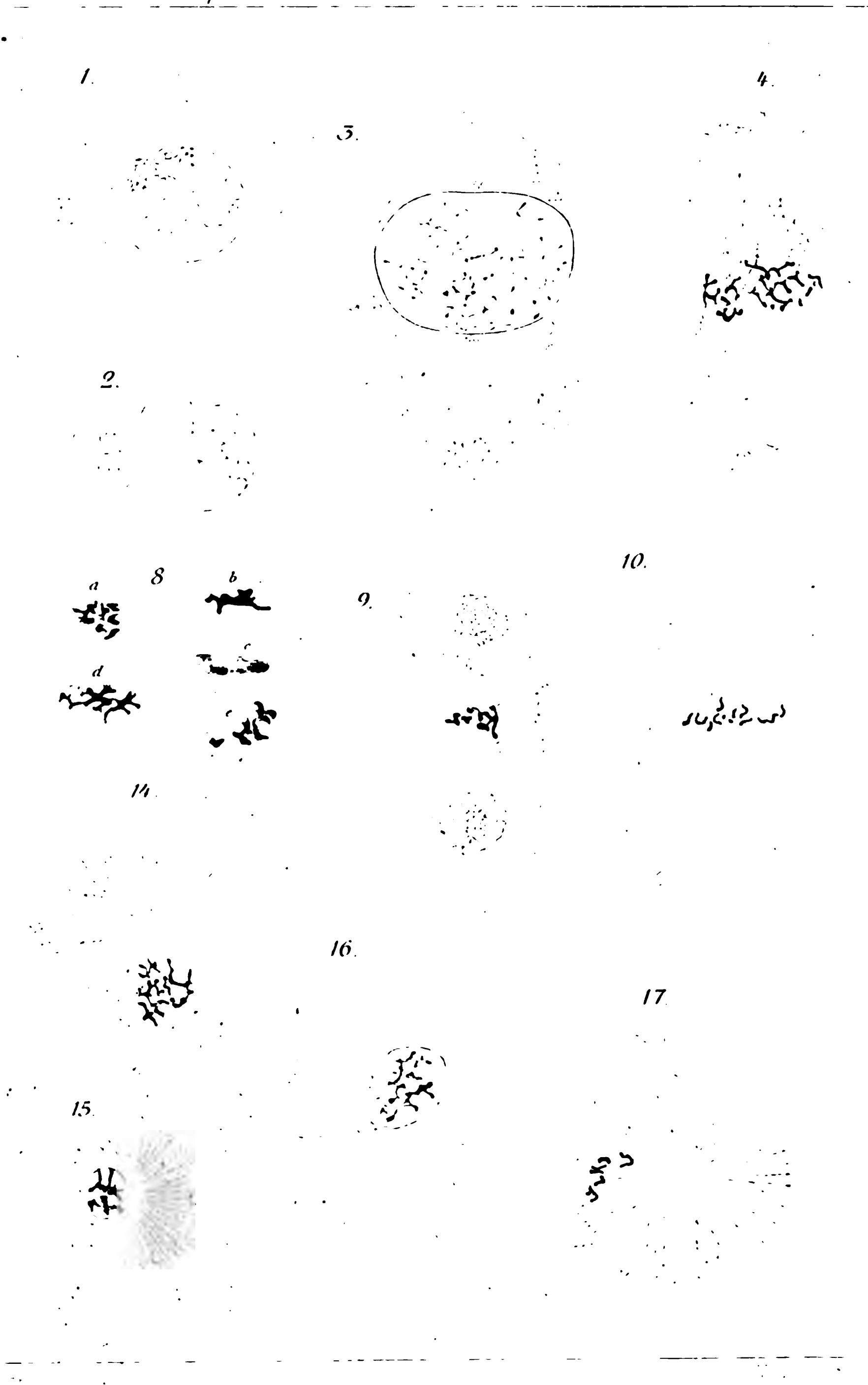
a b






1.
2.
3.
a
b
c
9.
10.
13.
15.
7.
14.
16.
19.
17.
18.
20.


4.
5
a
b
6
11
12.
8.
23
24.
25.
26.
1
22
27.
28.


1.
3.
4.
2.
8
a
b
c
d
9.
10.
14.
16.
17.
15.

5.

6.

7.

11

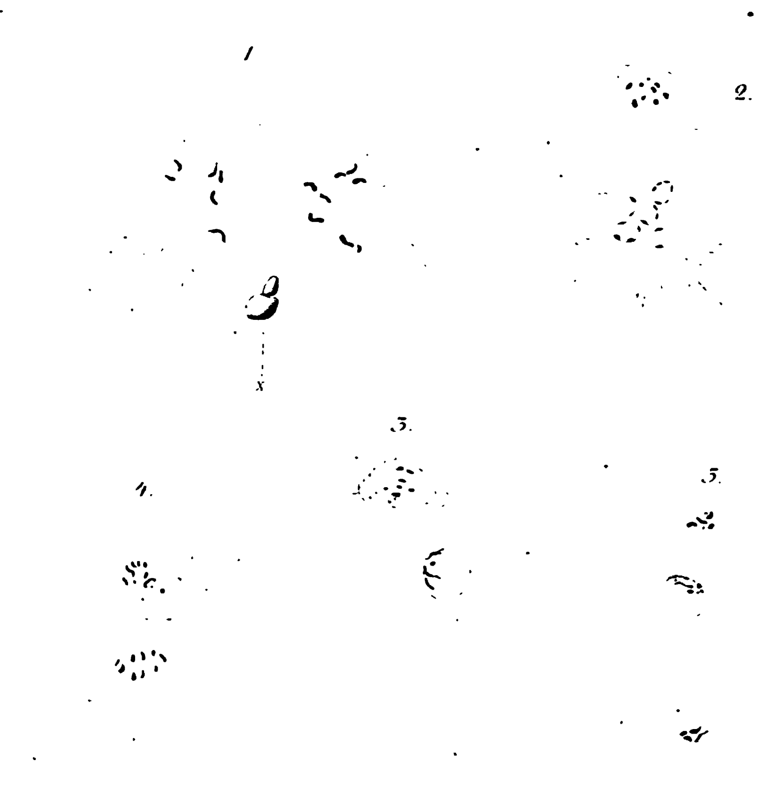
12.

13.

18

19.

20.


1
2.
x
3.
4.
5.
6.
7

1.

2.

3.

6.

a

b

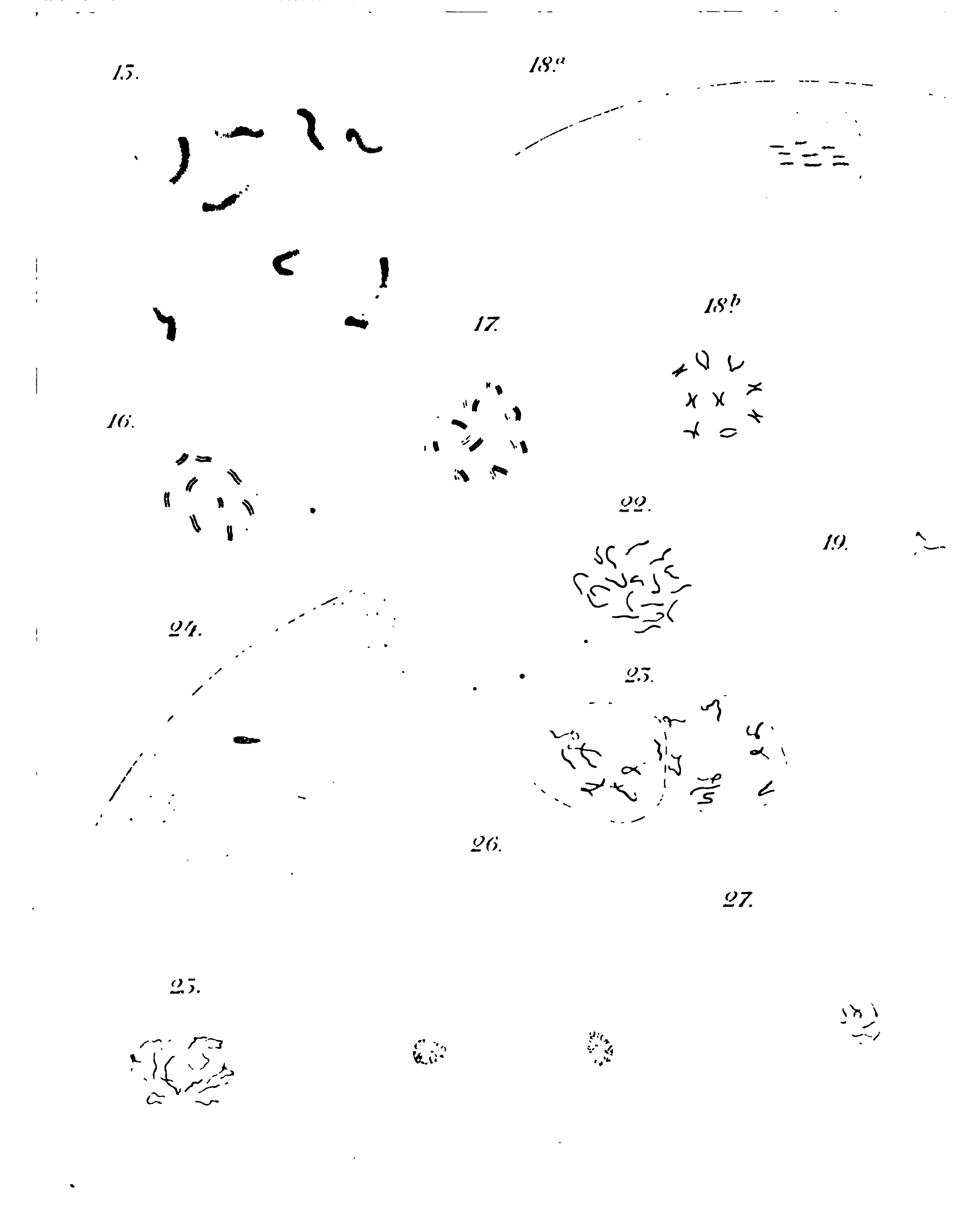
7.

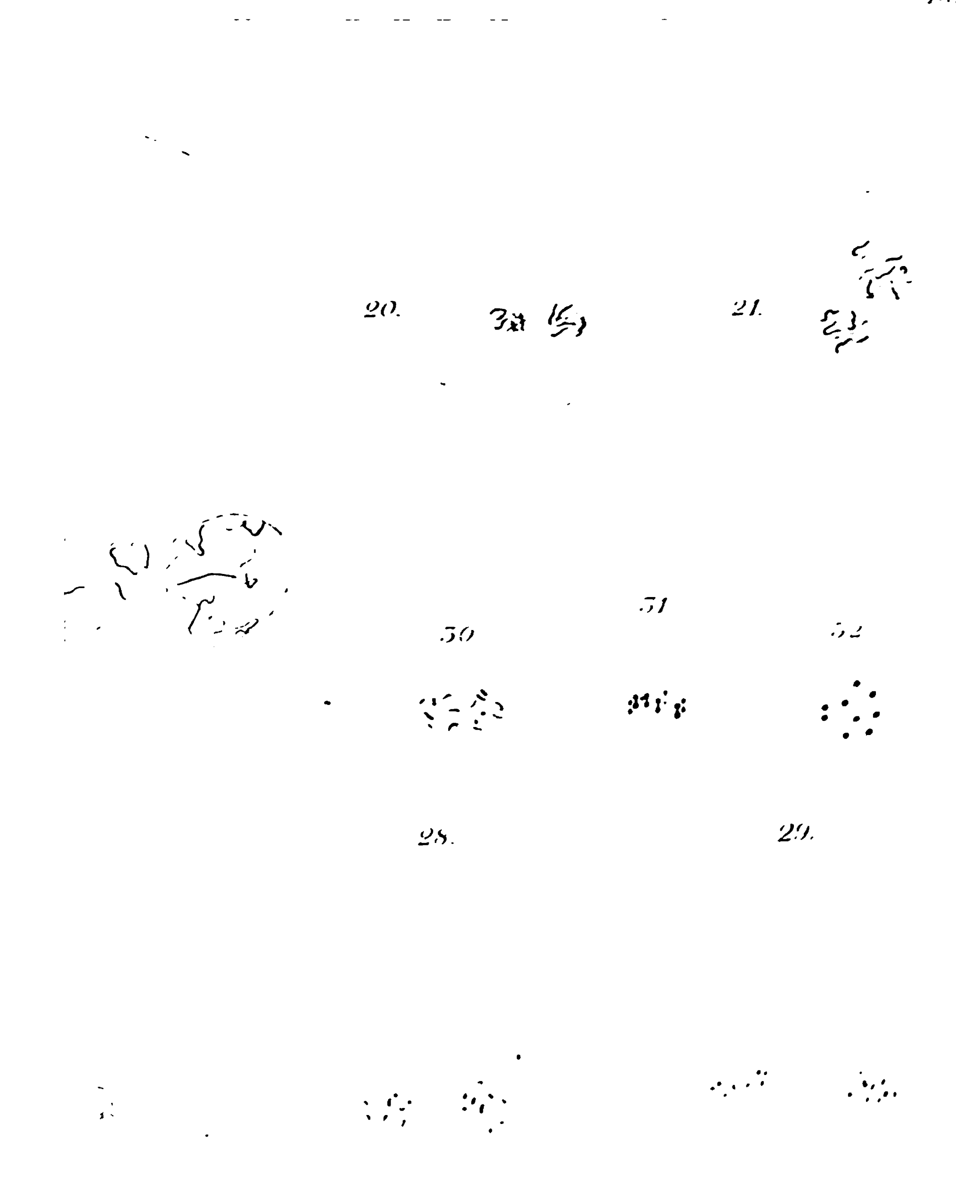
9.

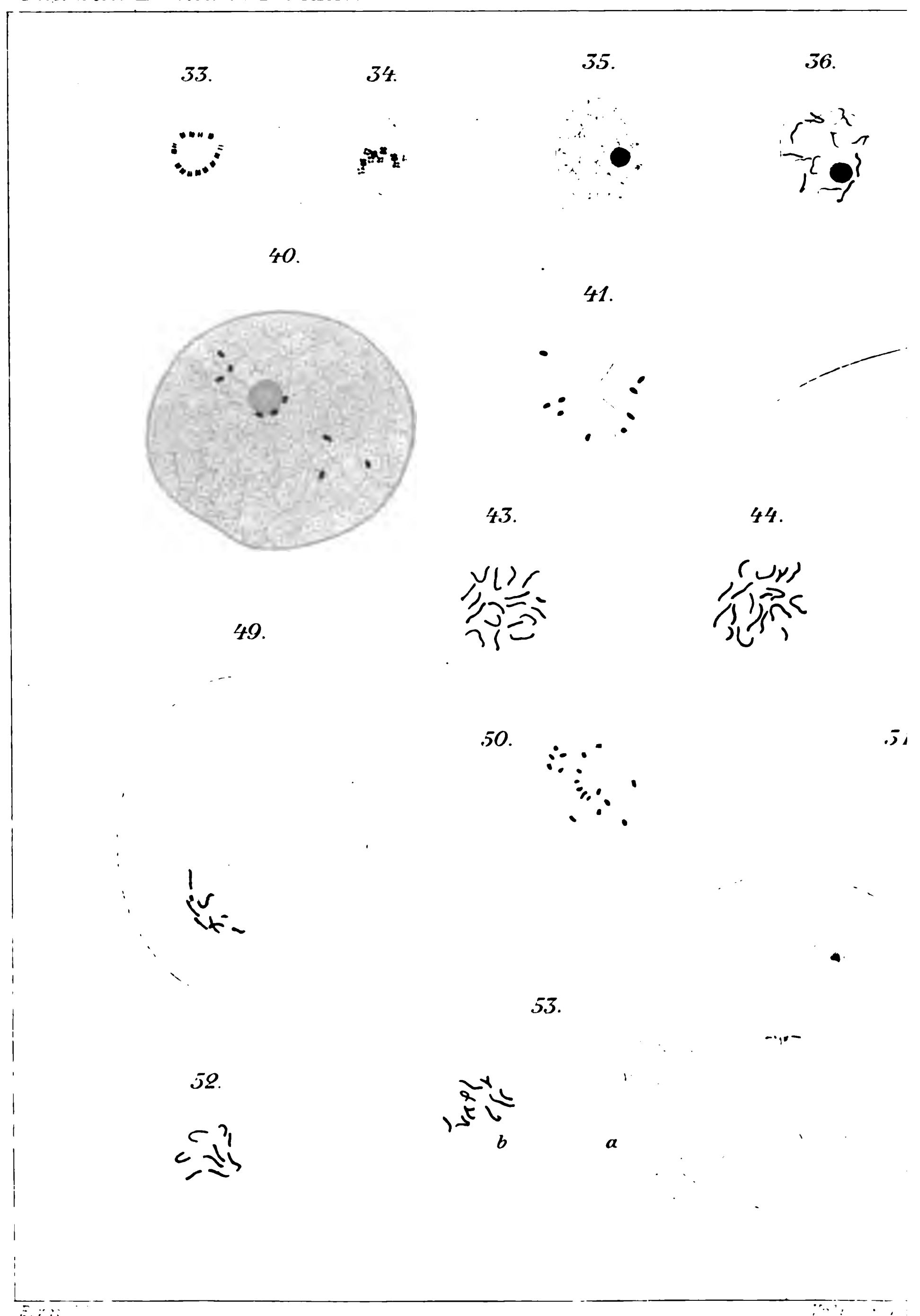
10.



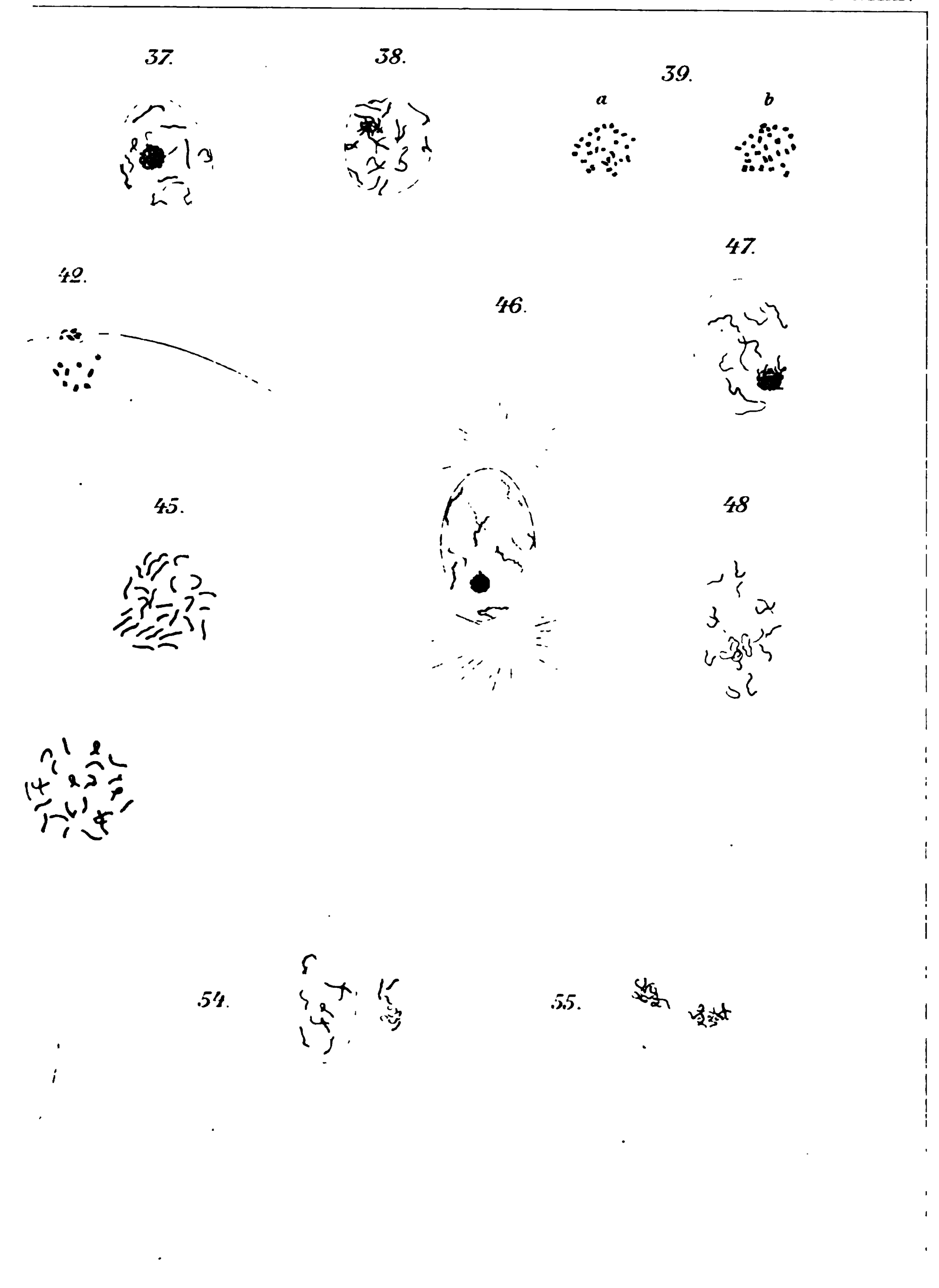
4.
5.
8.
11.
12.
13.
14.

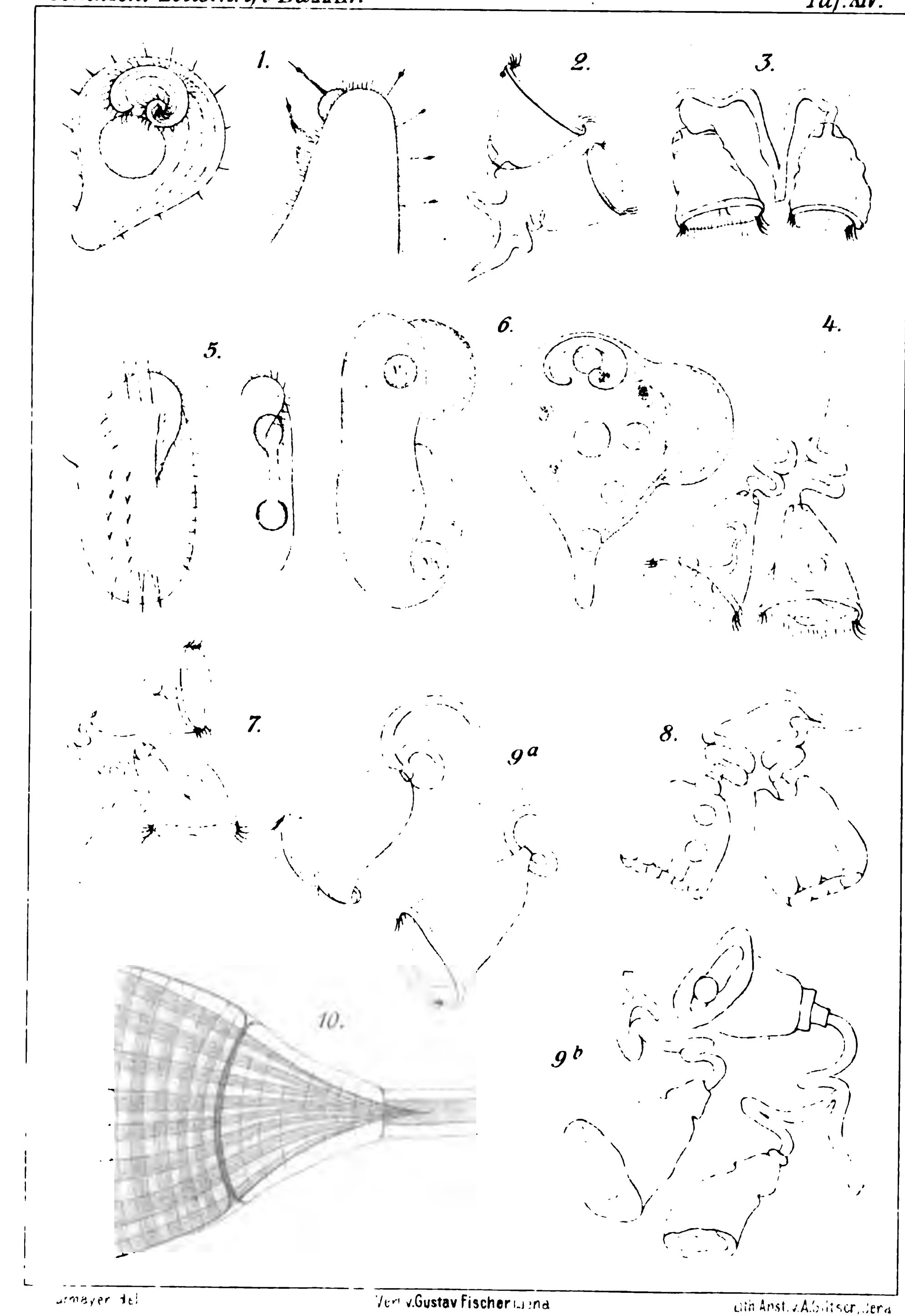

15.
18.a
18.b
17.
16.
22.
19.
24.
23.
26.
27.
25.


20.
21.
30
31
32
28.
29.



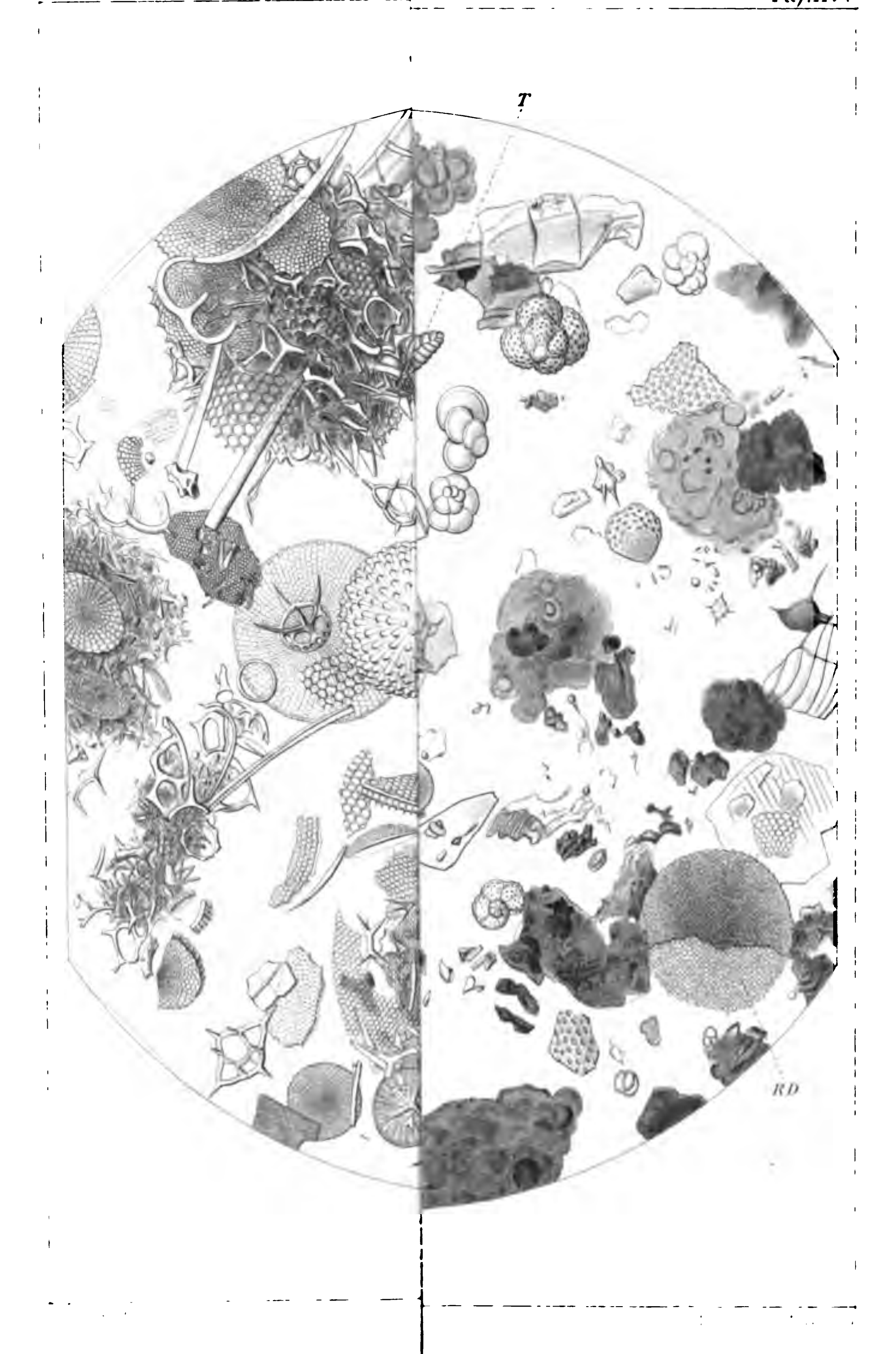
33.
34.
35.
36.
40.
41.
43.
44.
49.
50.
52.
53.
b
a

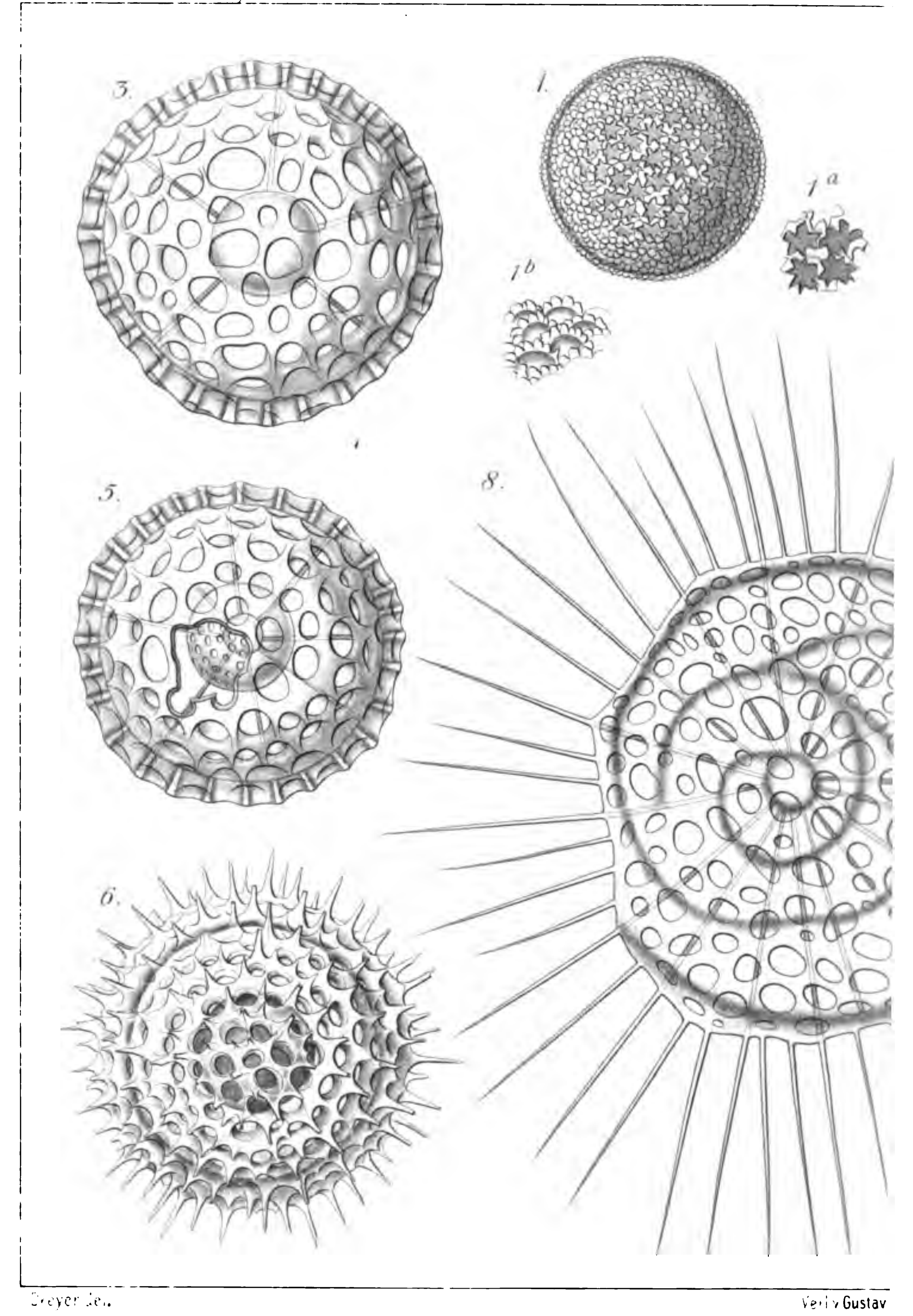

37.
38.
39.
a
b
42.
46.
47.
45.
48
54.
55.



..rmayer del. Verl. v. Gustav Fischer i. Jena Lith Anst. v. A. Giltsch, Jena

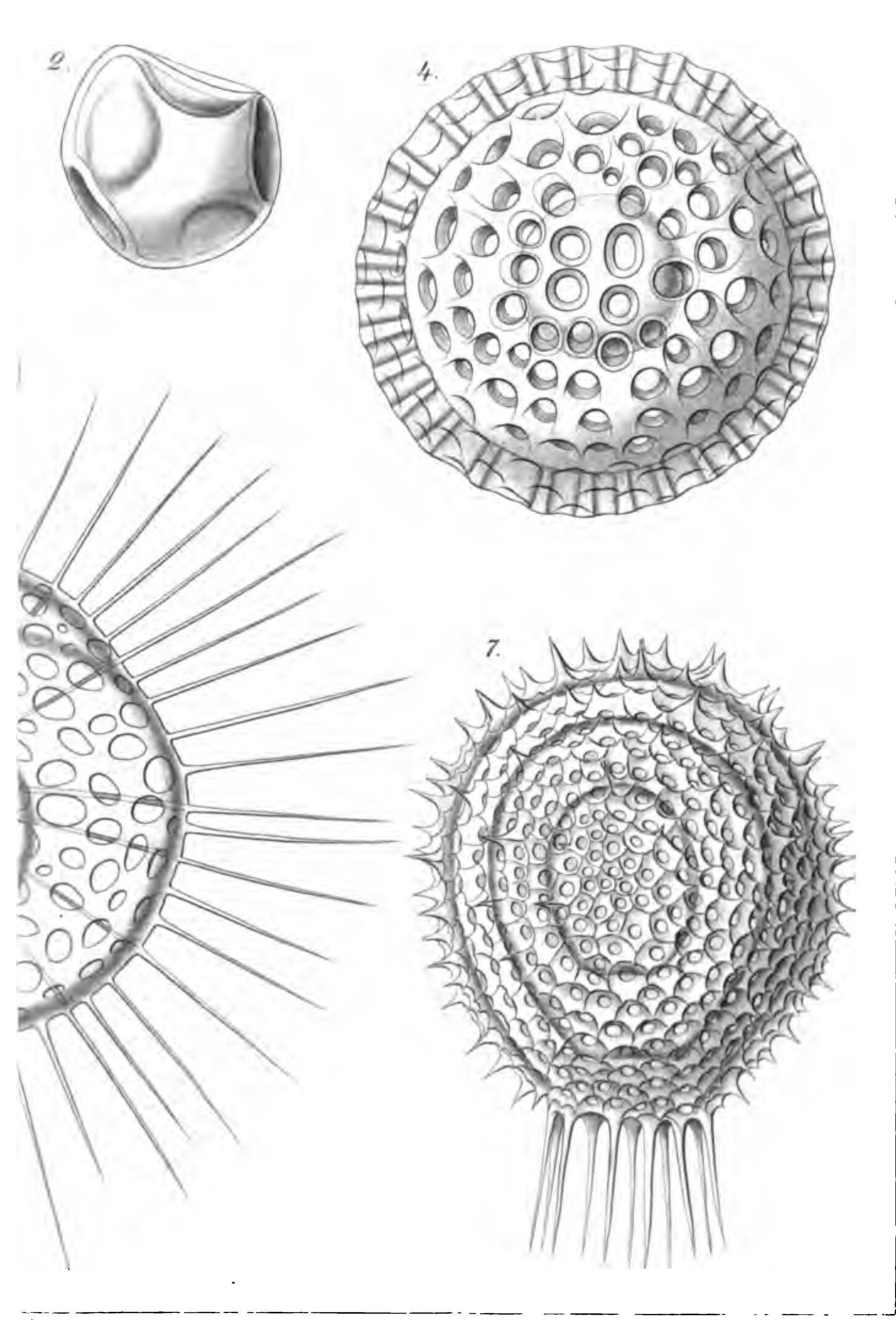



T
RD

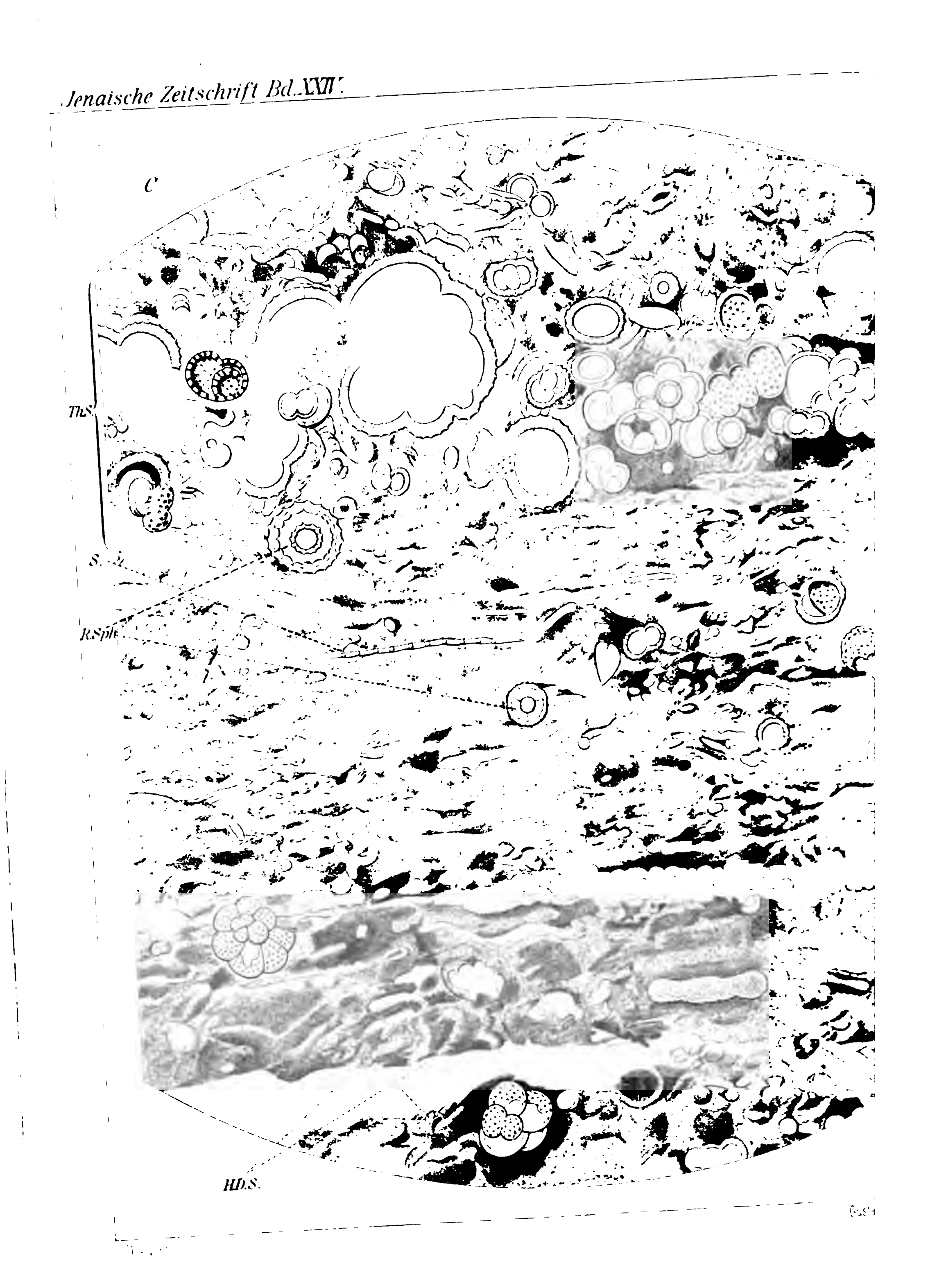


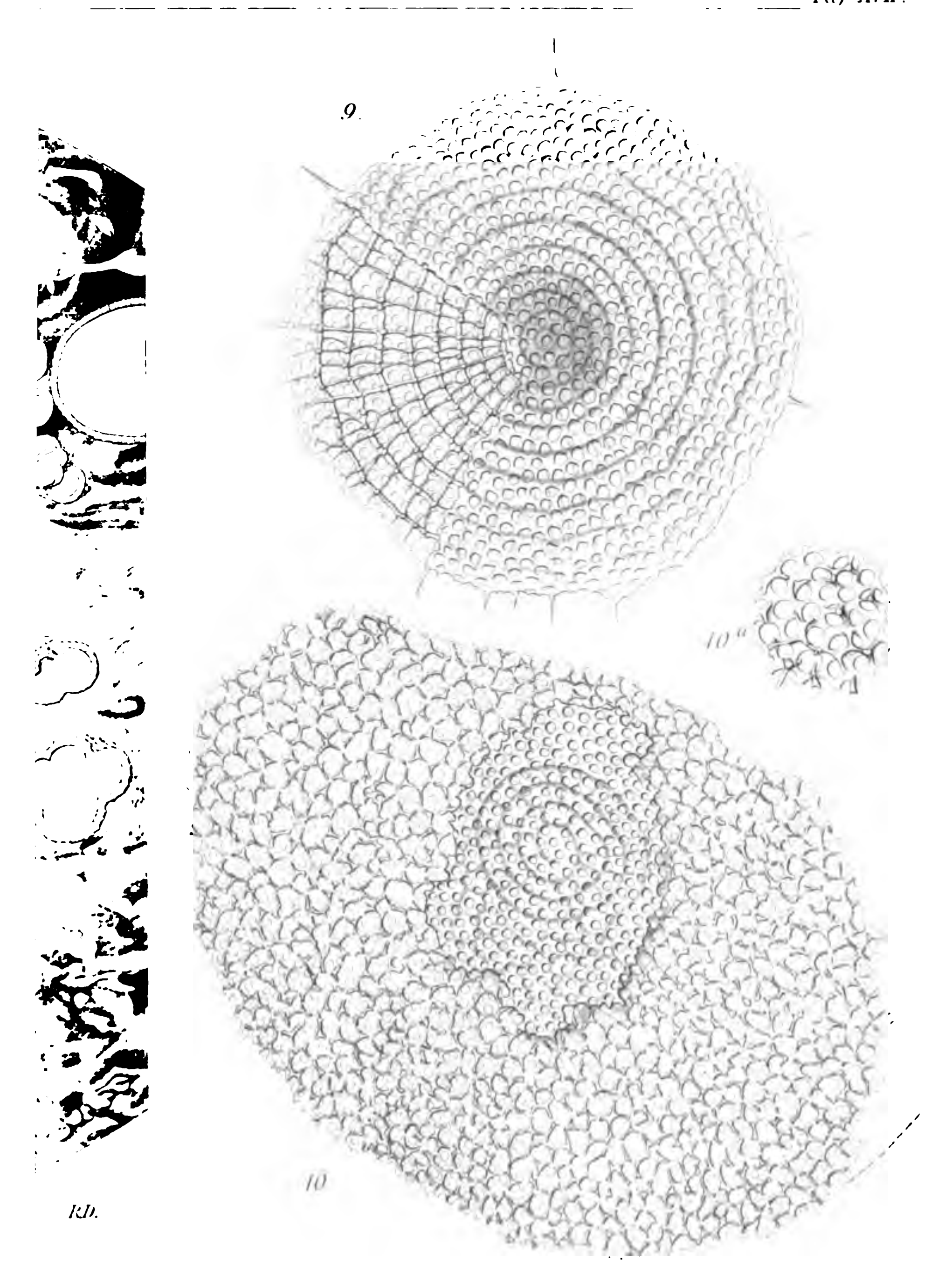
Dreyer del.

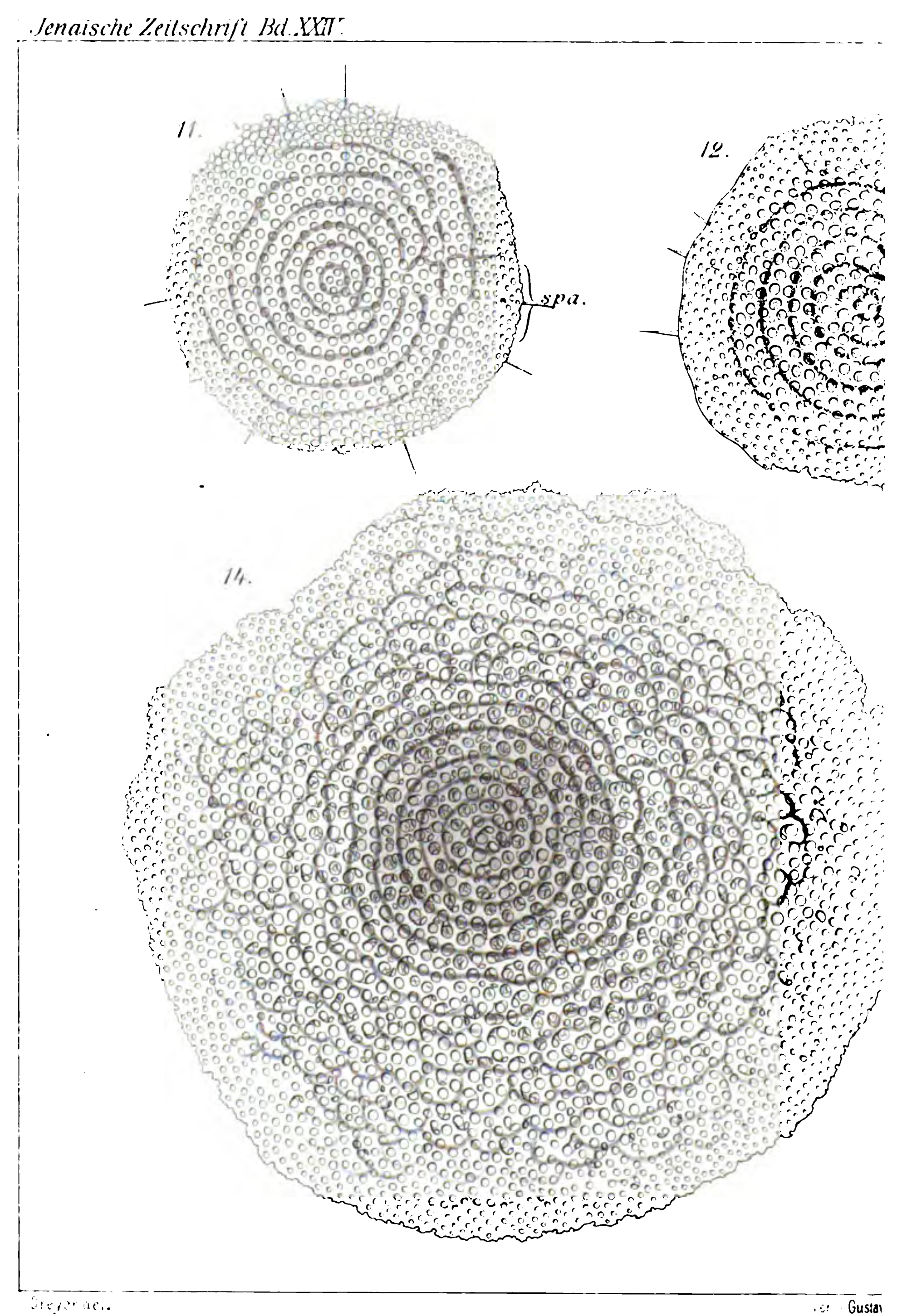
Verl. v Gustav

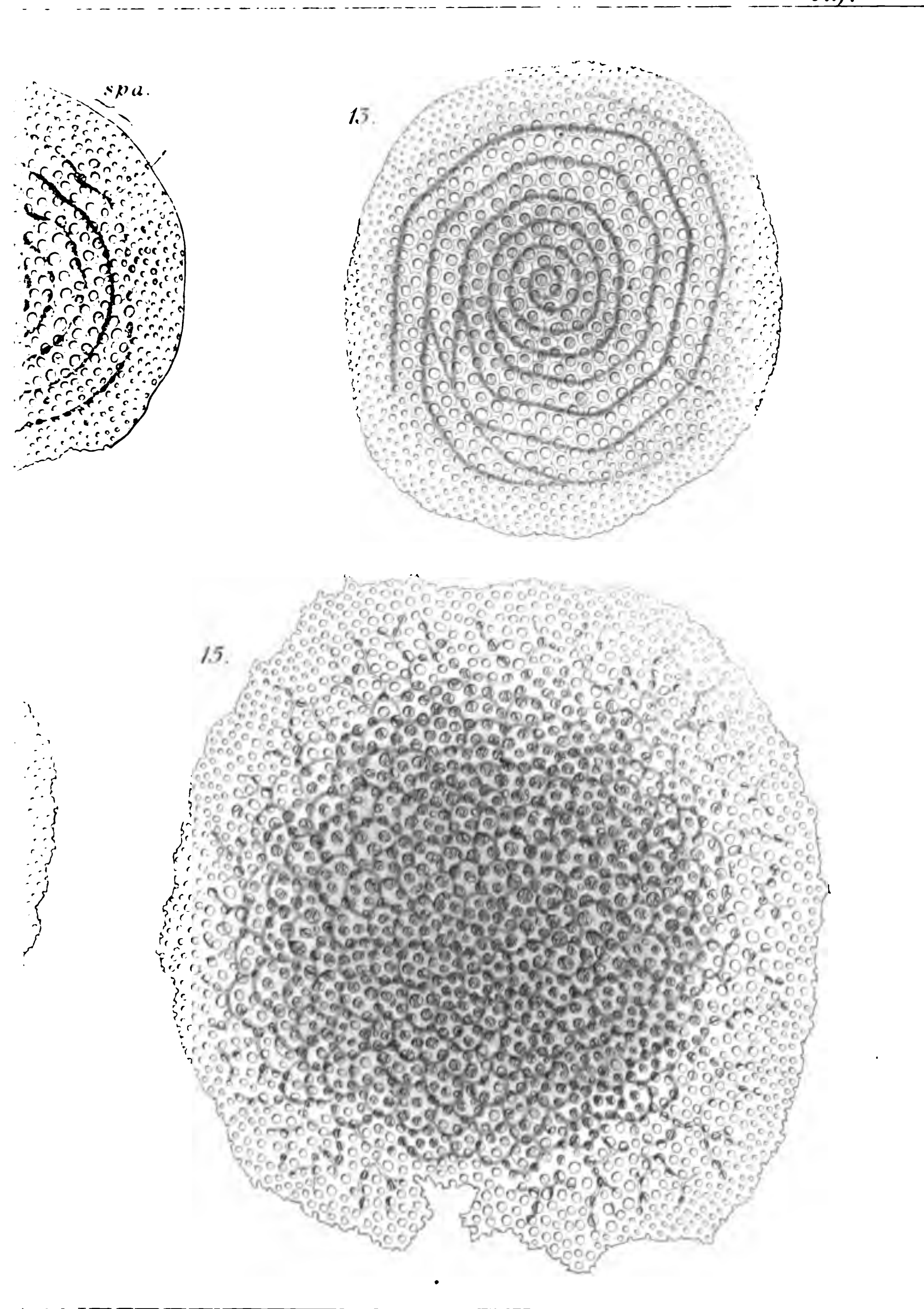


scher


C
Th.S.
S. S.
R.Sph.
Hb.S.

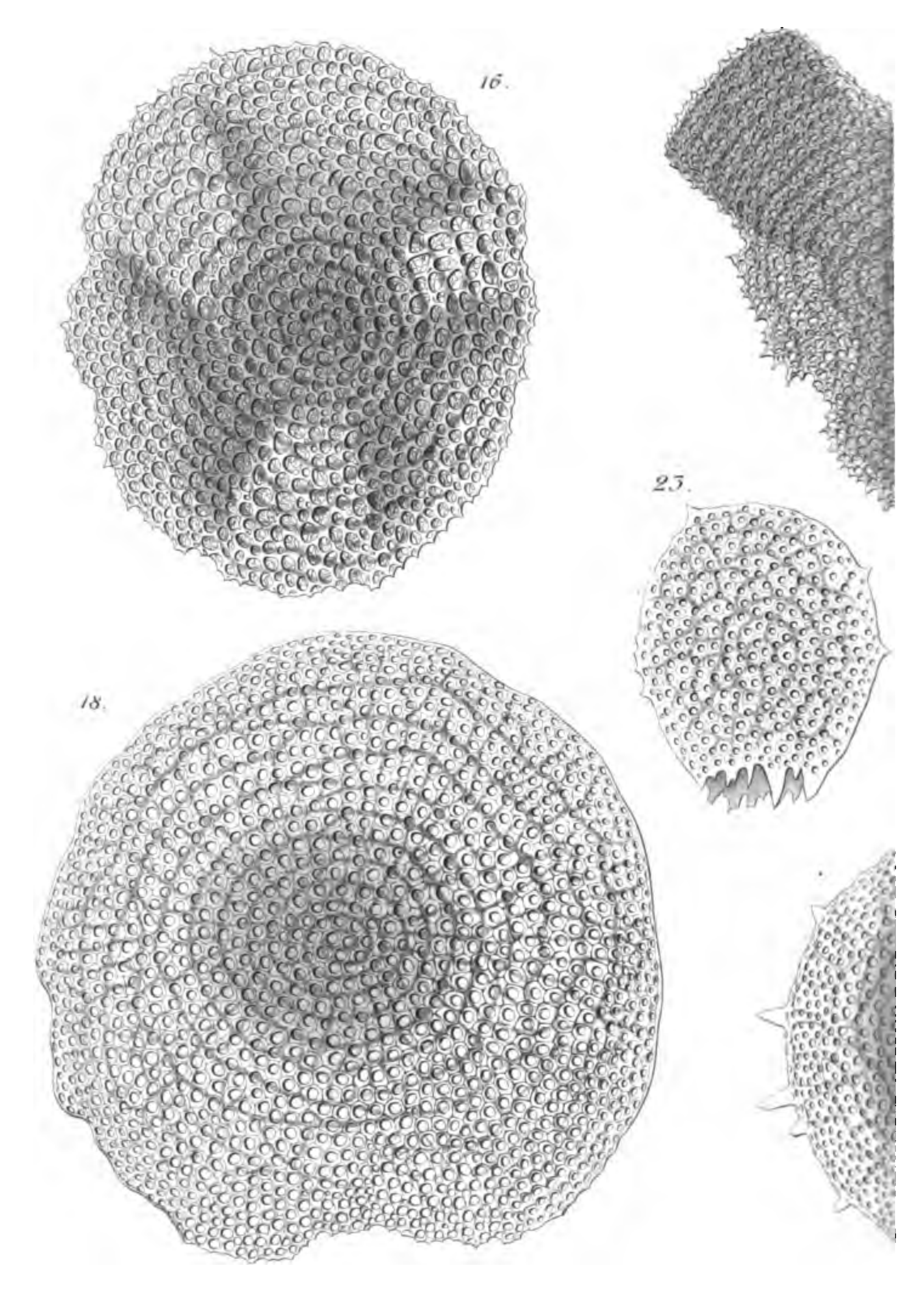

9.
10ª
10
RD.

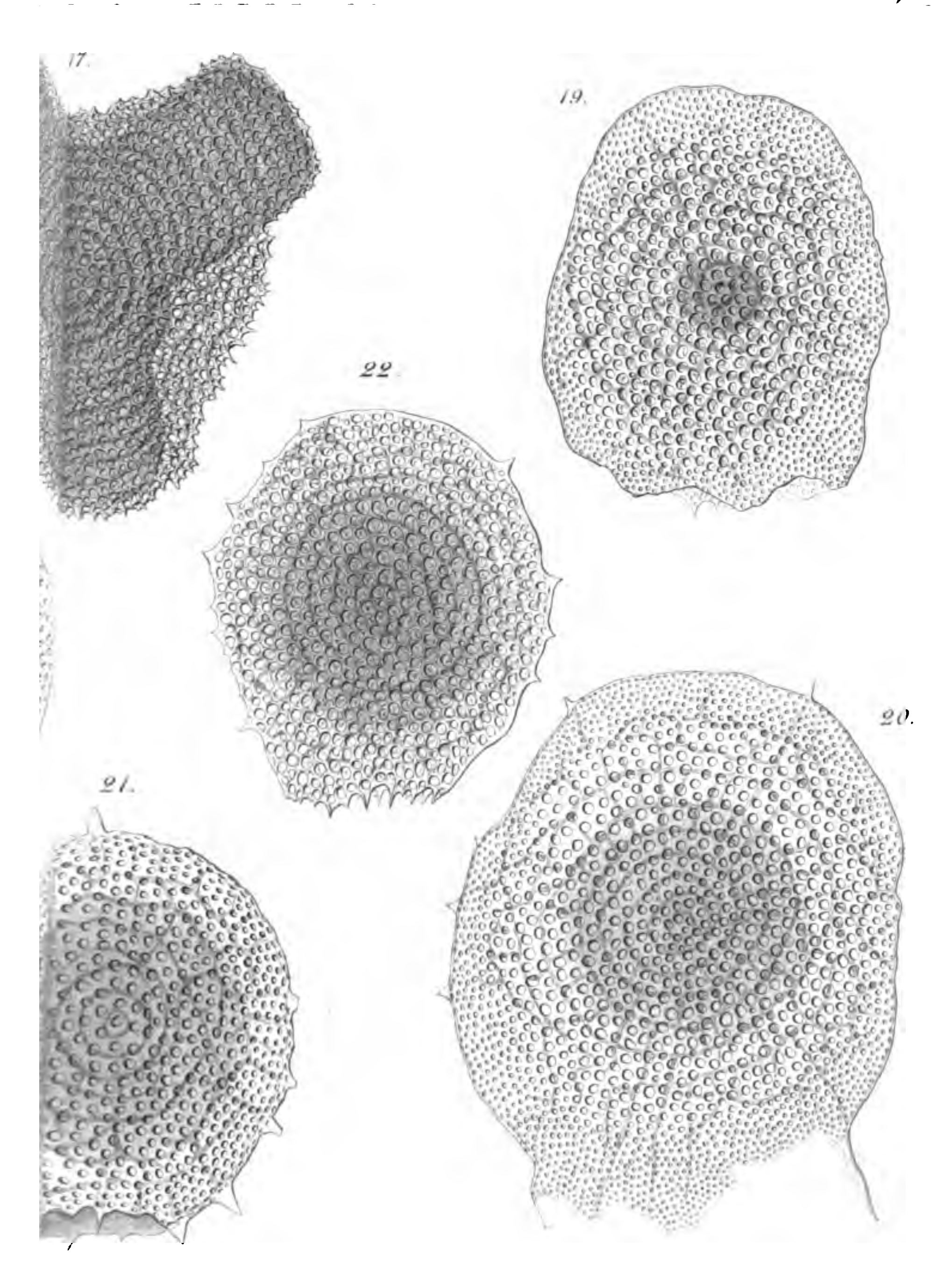

11.
12.
spa.
14.



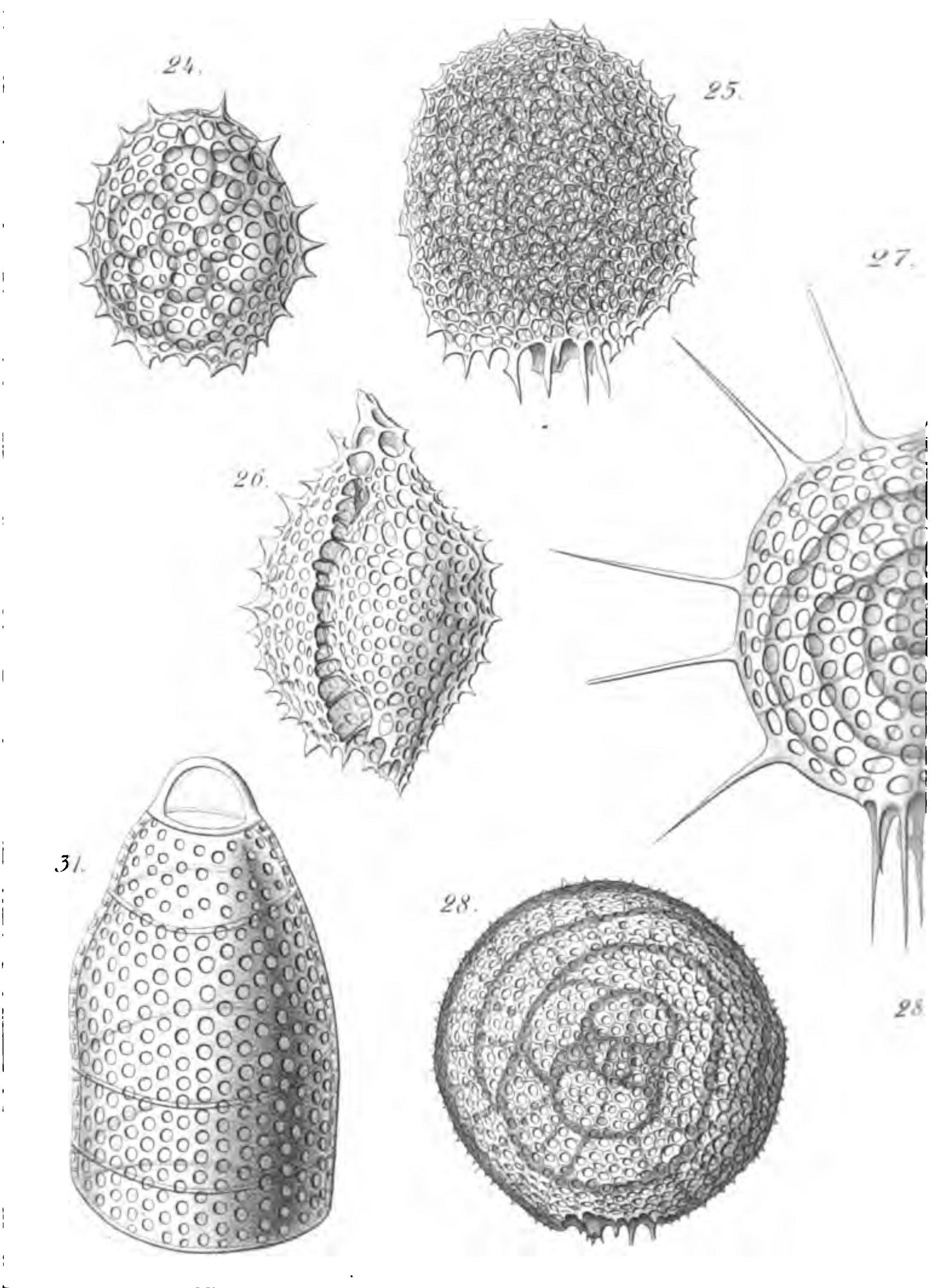
ischer del.

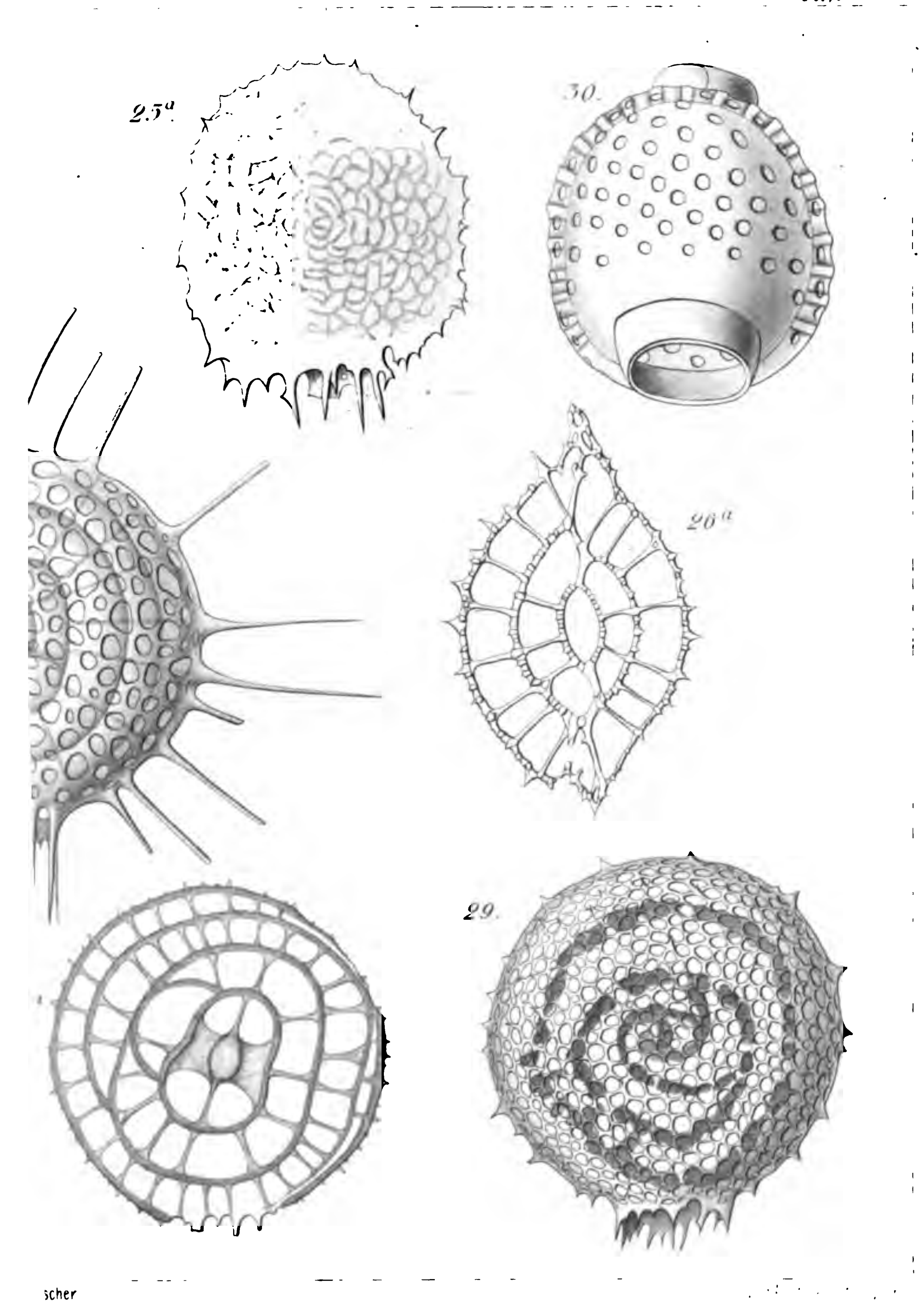
Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.


16.
23.
18.

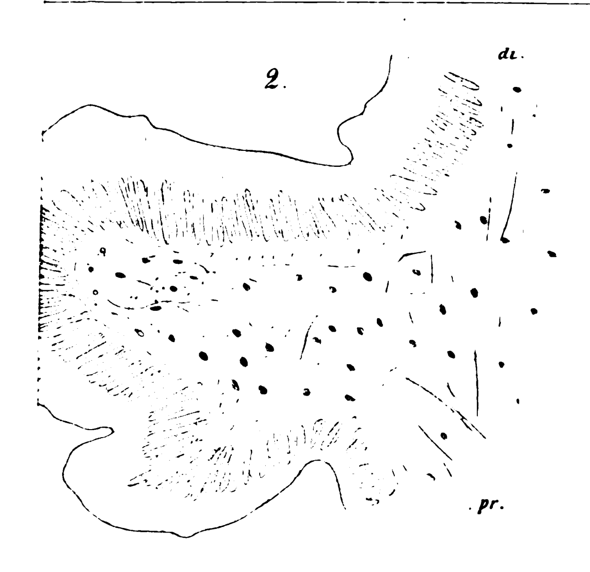


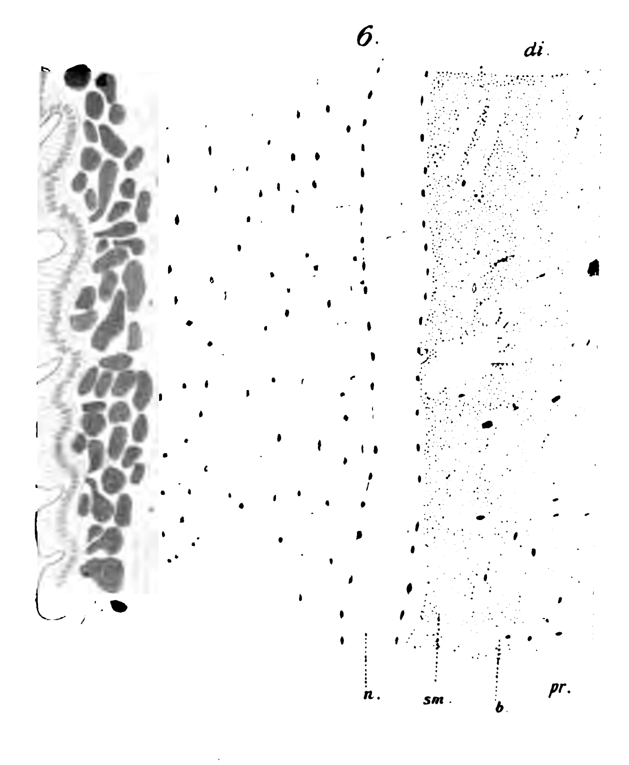
Fischer

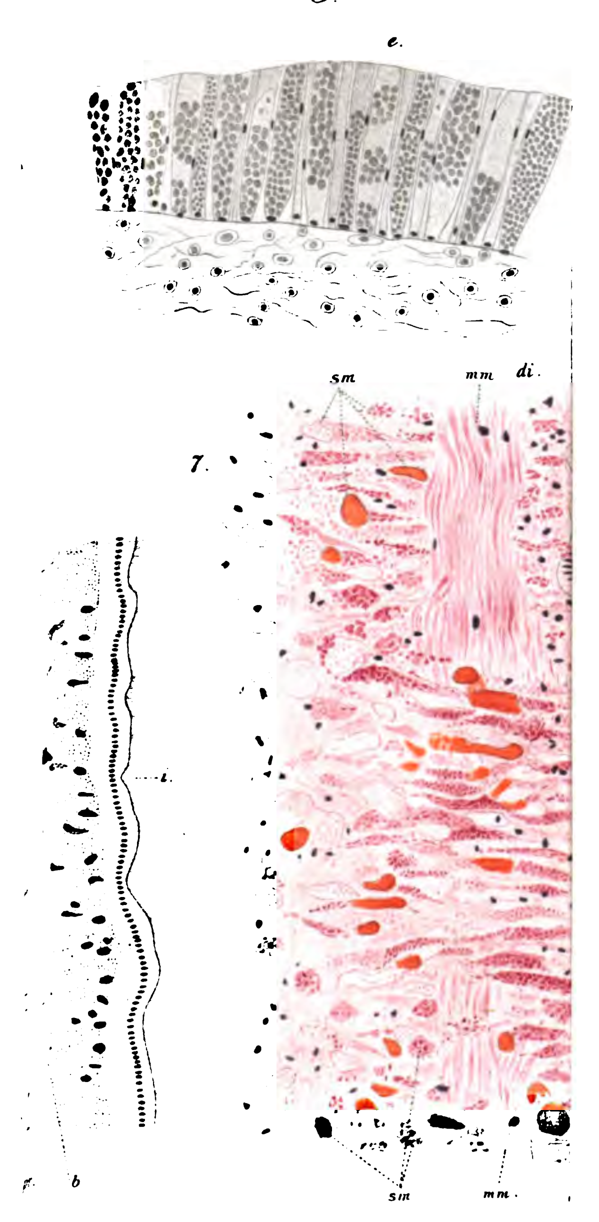

24.
25.
27.
26.
31.
28.
28.



scher


2.
di.
pr.


6.
di.
n.
sm.
b.
pr.



v Fischer, Jena.


10.

